

SÉRIE A. N° 3 095.
N° D'ORDRE : 3 967.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Joseph KUTTAMATHIATHU

Première thèse : RECHERCHES SUR LES CHALCIDIENS
Blastophaga psenes (L.) ET *Philotrypesis caricæ* (L.) DU
FIGUIER *Ficus carica* (L.)

Deuxième thèse : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 16 décembre 1957 devant la Commission d'examen.

MM. P.-P. GRASSÉ..... *Président.*

POSSOMPÈS } *Examineurs.*
NOIROT }

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VI^e)

1958



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE A. N° 3 095.
N° D'ORDRE : 3 967.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Joseph KUTTAMATHIATHU

Première thèse : RECHERCHES SUR LES CHALCIDIENS
Blastophaga psenes (L.) ET *Philotrypesis caricæ* (L.) DU
FIGUIER *Ficus carica* (L.)

Deuxième thèse : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 16 décembre 1957 devant la Commission d'examen.

MM. P.-P. GRASSÉ..... *Président.*

POSSOMPÈS } *Examineurs.*
NOIROT }



PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VI^e)

1958

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen J. PÉRÈS.

PROFESSEURS

MM.	
G. JULIA.	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
E. DARMOIS.	T Enseignement de physique.
FOCH.	T Mécanique physique et expérimentale.
PAUTHENIER.	T Électrotechnique générale.
DE BROGLIE.	T Théories physiques.
JOB.	T Chimie générale.
PRENANT.	T Anatomie et Histologie comparées.
GARNIER.	T Géométrie supérieure.
PÉRÈS.	T Mécanique des fluides et applications.
LAUGIER.	T Physiologie générale.
M. CURIE.	T Physique (P. C. B.).
BARRABE.	T Géologie structurale et Géologie appliquée.
G. DARMOIS.	T Calcul des probabilités et Physique mathématique.
J. BOURCART.	T Géographie physique et Géologie dynamique.
PLANTEFOL.	T Botanique.
GRASSÉ.	T Évolution des êtres organisés.
PRÉVOST.	T Chimie organique.
BOULIGAND.	T Application de l'analyse à la géométrie.
CHAUDRON.	T Chimie appliquée.
WYART.	T Minéralogie.
TEISSIER.	T Zoologie.
MANGENOT.	T Biologie végétale.
P. AUGER.	T Physique quantique et Relativité.
MONNIER.	T Physiologie des fonctions.
PIVETEAU.	T Géologie.
ROCARD.	T Physique (É. N. S.).
H. CARTAN.	T Mathématiques (É. N. S.).
LAFFITTE.	T Chimie générale.
FAVARD.	T Mécanique générale.
COULOMB.	T Physique du Globe.
M ^{lle} COUSIN.	T Biologie animale (P. C. B.).
CHRÉTIEN.	T Chimie minérale.
P. DRACH.	T Zoologie.
KASTLER.	T Physique.
EPHRUSSI.	T Génétique.
WURMSER.	T Biologie physico-chimique.
RIVIÈRE.	T Géologie (S. P. C. N.).
GAUTHERET.	T Biologie végétale (P. C. B.).
LUCAS.	T Recherches physiques.
A. THOMAS.	T Biologie cellulaire.
ARNULF.	T Optique appliquée.
M. MORAND.	T Physique.
SOLEILLET.	T Physique.
FORTIER.	T Mécanique expérimentale des fluides.
DANJON.	T Astronomie.
FROMAGEOT.	T Chimie biologique.
LAPORTE.	T Physique générale et Radio-activité.
JANET.	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.
PETIT.	T Biologie maritime.
QUENEY.	T Météorologie et Dynamique atmosphérique.
GALLIEN.	T Embryologie.
EICHORN.	T Biologie végétale (P. C. B.).
DE CUGNAC.	T Biologie végétale (P. C. B.).

MM.	
M ^{lle} CAUCHOIS.	T Chimie physique.
THELLIER.	T Physique du Globe.
AUDUBERT.	T Électrochimie.
L'HÉRITIER.	T Génétique.
GRIVET.	T Radio-électricité.
PONCIN.	T Mécanique des fluides.
THIERY.	T Mécanique appliquée.
DUBREIL.	T Arithmétique et Théorie des nombres.
QUELET.	T Chimie organique.
CAGNIARD.	T Géophysique appliquée.
CHAMPETIER.	T Chimie macromoléculaire.
CUVILLIER.	T Géologie structurale et Géologie appliquée.
JUNG.	T Pétrographie.
TRILLAT.	T Microscopie et Diffraction électronique.
WIEMANN.	T Chimie organique structurale.
JACQUINOT.	T Spectroscopie et Physique céleste.
VASSY.	Physique de l'atmosphère.
DESTOUCHES.	Théories physiques.
M. PRUVOST.	T Géologie.
AMIEL.	T Chimie (P. C. B.).
HOCART.	T Minéralogie.
J.-P. MATHIEU.	T Physique (P. C. B.).
COUTEAUX.	T Biologie animale (P. C. B.).
MAY.	Biologie animale (P. C. B.).
CHOQUET.	T Calcul différentiel et intégral.
FELDMANN.	T Biologie (P. C. B.).
GUINIER.	T Physique (P. C. B.).
JOST.	T Biologie (P. C. B.).
FORTELT.	T Calcul des probabilités.
SCHWARTZ.	T Méthodes mathématiques de la physique.
CHOUARD.	T Physiologie végétale.
MALAVARD.	T Aviation.
BRELOT.	T Calcul différentiel.
NORMANT.	T Chimie (P. C. B.).
BÉNARD.	T Chimie (P. C. B.).
BUVAT.	T Botanique (É. N. S.).
DUGUE.	T Statistiques mathématiques.
GÉLOSO.	T Chimie (S. P. C. N.).
SOULAIRAC.	T Psychophysologie.
ULRICH.	T Physiologie végétale.
MARÉCHAL.	T Optique théorique et appliquée.
KIRRMANN.	T Théories chimiques.
CHADEFAUD.	Botanique.
DESTRIAUX.	Physique (M. P. C.).
M ^{lle} LE BRETON.	Physiologie générale.
SALEM.	Mathématiques générales.
LELONG.	T Mathématiques générales.
DEVILLERS.	Anatomie et Histologie comparées.
EHRESMANN.	T Topologie algébrique.
FRANÇON.	Physique (M. P. C.).
GLANGEAUD.	T Géographie physique et Géologie dynamique.
GODEMENT.	T Mathématiques (M. P. C.).
PISOT.	T Calcul des probabilités.
E. ROCHE.	Géologie.
SCHATZMANN.	Astrophysique.
TERMIER.	T Paléontologie stratigraphique.
ZAMANSKY.	T Mathématiques générales.
JOLIOT.	T Physique nucléaire et Radio-activité.

Secrétaire général. Ch. MONIER.

RECHERCHES SUR LES CHALCIDIENS, *BLASTOPHAGA PSENES* (L.) ET *PHILOTRYPESIS* *CARICÆ* (L.), DU FIGUIER (*FICUS CARICA* L.)

Par Joseph KUTTAMATHIATHU

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS.....	199
INTRODUCTION.....	200

Première partie.

<i>Chapitre I.</i> — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.....	201
1. Position systématique (201) ; 2. Répartition géographique (202) ; 3. Adaptations morphologiques en rapport avec le milieu et le comportement, le dimorphisme sexuel (202).	
<i>Chapitre II.</i> — LIEUX DE RÉCOLTE, MÉTHODES, TECHNIQUES.....	205
Lieux de récolte (205) ; Méthodes et techniques : 1. Biologie (205) ; 2. Morphologie, anatomie (206) ; 3. Histologie (207).	

Deuxième partie. — Biologie.

A. — BIOLOGIE DE *Blastophaga psenes* (L.).

INTRODUCTION.....	208
<i>Chapitre III.</i> — ÉCLOSION, SEX-RATIO, PONTE	208
<i>Chapitre IV.</i> — DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE ET CYCLE ANNUEL.....	210
1. Développement post-embryonnaire (210). — 2. Nombre de générations par an de <i>Blastophaga psenes</i> (L.) : a. Cycle annuel de Caprifigues et de <i>Blastophaga</i> (212) ; b. Observations personnelles (213) ; c. Conclusions (215).	

B. — BIOLOGIE DE *Philotrypesis caricæ* (L.).

<i>Chapitre V.</i> — ÉCLOSION, ACCOUPLEMENT, SEX-RATIO.....	217
1. Éclosion (217) ; 2. Comportement des mâles (218) ; 3. Accouplement (219) ; 4. Sex-ratio (219) ; 5. Sortie des femelles (222) ; 6. Comportement des femelles (222) ; 7. Parthénogenèse (222) ; 8. Longévité (223).	

<i>Chapitre VI. — LA PONTE ET SON DÉTERMINISME.....</i>	223
1. Période de préoviposition (223) ; 2. Ponte (223) ; 3. Déterminisme de la ponte (226) ; 4. Fécondité (227) ; 5. Superparasitisme (227).	
<i>Chapitre VII. — CYCLE ANNUEL.....</i>	228
1. Génération printanière (228) ; 2. Génération estivale (229) ; 3. Génération hivernale (230) ; 4. Conclusions (230).	

C. — RELATIONS BIOLOGIQUES ENTRE *Philotrypesis caricæ* (L.)
ET *Blastophaga psenes* (L.).

<i>Chapitre VIII. — HISTORIQUE, OBSERVATIONS PERSONNELLES.....</i>	231
Historique (231) ; Observations personnelles (232).	
<i>Chapitre IX. — LE PARASITISME DE <i>Philotrypesis caricæ</i> (L.) ET L'INFLUENCE DE LA VIE PARASITAIRE SUR LE PARASITE.....</i>	233
Le parasitisme de <i>Philotrypesis caricæ</i> (L.) (233) ; Influence de la vie parasitaire sur le parasite (234).	

Troisième partie. — Morphologie, anatomie, histologie.

INTRODUCTION.....	236
<i>Chapitre X. — ŒUF ET STADES POST-EMBRYONNAIRES DE <i>Philotrypesis caricæ</i> (L.).</i>	236
1. Œuf (236) ; 2. Larve du premier stade (238) ; 3. Larve du deuxième stade (238) ; 4. La prénymphe (238) ; 5. La nymphe (241).	
<i>Chapitre XI. — ANATOMIE ET HISTOLOGIE DE LA LARVE DU DEUXIÈME STADE...</i>	241
1. Tube digestif (241) ; 2. Système respiratoire (242) ; 3. Système reproducteur (242) ; 4. Système nerveux (244).	
<i>Chapitre XII. — ANATOMIE ET HISTOLOGIE DE L'ADULTE.....</i>	244
1. Tube digestif (244) ; 2. Appareil respiratoire (246) ; 3. Système nerveux (248) ; 4. Appareil reproducteur (249).	
RÉSUMÉ.....	252
BIBLIOGRAPHIE.....	254

AVANT-PROPOS

Depuis 1950, les Insectes du Figuier (*Chalcidoidea* : *Agaontidæ* et *Callimomidæ* : *Idarninæ*) ont fait l'objet de nos recherches. En octobre 1954, M. le professeur Pierre-P. GRASSÉ a bien voulu nous accueillir au Laboratoire d'Évolution, où nous avons entrepris des recherches sur *Blastophaga psenes* (L.) et *Philotrypesis carica* (L.), Insectes vivant sur le Figuier *Ficus carica* L. Nous tenons à lui exprimer ici notre gratitude sincère pour ses directives et ses conseils. Il nous a offert, dans son laboratoire à Paris et à la Station Biologique des Eyzies, d'excellentes conditions de travail et une hospitalité inoubliable.

Le présent travail a été réalisé en partie à Banyuls-sur-Mer, au Laboratoire Arago. Que M. le professeur G. PETIT, directeur du Laboratoire Arago, trouve ici le témoignage de notre profonde reconnaissance pour l'accueil si aimable qu'il nous a réservé dans son laboratoire et pour l'aide matérielle qu'il nous a prodiguée.

Nous remercions vivement nos collègues, MM. P. MAILLET et J.-F. AUBERT, qui nous ont aidé dans la réalisation de ce travail. Nos remerciements vont également à M. le professeur DELMAS et à M. BOURNIER, de l'École Nationale d'Agriculture de Montpellier, pour l'envoi de matériel indispensable à nos recherches.

Celles-ci ont pu être effectuées grâce aux bourses que nous ont accordées le Service Culturel de l'Ambassade de France en Inde, le Comité d'Accueil aux Étudiants Étrangers à Paris et le Centre National de la Recherche Scientifique de France. Notre séjour en France nous aura permis non seulement d'approfondir nos connaissances scientifiques, mais aussi de comprendre et d'apprécier la grandeur de la culture française.

INTRODUCTION

Dans les réceptacles des Figuiers de toutes les régions du monde (approximativement 700 espèces) vit et se développe une riche faune de Microhyménoptères Chalcidiens appartenant aux familles *Agaontidæ* et *Callimomidæ*. On trouve souvent dans le même réceptacle plusieurs genres et plusieurs espèces appartenant à ces deux familles. Les *Agaontidæ* sont connus comme parasites de l'ovaire du Figuier, mais on ignorait jusqu'ici tout de la biologie des *Callimomidæ* de la sous-famille *Idarninæ*. Certains auteurs considéraient ces Insectes comme coinquilins des *Agaontidæ* vivant dans les mêmes réceptacles, tandis que d'autres considéraient les *Idarninæ* comme parasites des *Agaontidæ*.

Le but principal de ce présent travail est de mettre en évidence les relations biologiques entre les deux Insectes *Blastophaga psenes* (L.) (*Agaontidæ*) et *Philotrypesis caricæ* (L.) (*Callimomidæ*, *Idarninæ*) vivant dans les réceptacles du Figuier *Ficus carica* L. Nous avons aussi étudié la morphologie, l'anatomie et certains aspects de l'histologie de *Philotrypesis caricæ* (L.).

La première partie de notre travail traite de sujets tels que la position systématique, la répartition géographique, l'adaptation morphologique, le dimorphisme sexuel chez *Blastophaga psenes* (L.) et *Philotrypesis caricæ* (L.). On trouvera aussi dans cette première partie des renseignements sur les méthodes et techniques utilisées pour l'étude biologique, morphologique, anatomique et histologique des Insectes en question.

La deuxième partie est consacrée à la biologie de *Blastophaga psenes* (L.) et de *Philotrypesis caricæ* (L.), ainsi qu'aux relations biologiques entre ces deux Insectes.

Enfin, la morphologie, l'anatomie et l'histologie de *Philotrypesis caricæ* (L.) sont étudiées dans la troisième et dernière partie.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

1. — Position systématique.

a. *Blastophaga psenes* (L.) : superfamille Chalcidoidea, famille Agaontidæ, sous-famille Agaoninæ, genre *Blastophaga* Gravenhorst.

L'espèce *Blastophaga psenes* (L.) a été décrite successivement sous les noms suivants : *Cynips psenes*, LINNÉ, *Syst. Nat.*, 10^e, édit. I, 1758, p. 554, n. 13.

Blastophaga grossorum, GRAVENHORST, *Übers. Arb. Schles. Ges. f. Vaterl. Kultur*. i. J. (1826), 1827, p. 23 ; *Beitr. z. Entom. Schles.*, I, 1829, p. 27.

Blastophaga sycomori, WESTWOOD, *Trans. Ent. Soc. London*, II, 1837, 1840, p. 220.

Blastophaga psenes, WESTWOOD, *ibid*, 1882, p. 55-58.

Blastophaga grossorum, MAYER, *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, III, 1882, p. 551-590.

Blastophaga grossorum, MAYR, *Verh. zool. bot. Ges. Wien*, XXXV, 1885, p. 177-179.

Blastophaga psenes, GRANDI, *Boll. Lab. Ent. Bologna*, II, 1929, p. 1-147.

b. *Philotrypesis caricæ* (L.) : superfamille Chalcidoidea, famille Callimomidæ (*Torymidæ*), sous-famille *Idarninæ*, genre *Philotrypesis* Förster, 1878.

L'espèce *Philotrypesis caricæ* (L.) a été décrite successivement sous les noms suivants : *Cynips caricæ*, LINNÉ, *Syst. Nat.*, 10^e édit., 1758 ; *Cura Soc. Zool. Germ.*, Lipsiæ (1894), p. 554, n. 13, ♀.

Cynips ficus caricæ, HASSELQUIST, *Iter. Palæstinum*, 1757, p. 424, ♀.

Ichneumon ficarius, CAVOLINI, *Opus. Scelt. Sc. Art.*, V, 1782, § XLI, p. 229, ♀.

Ichneumon ficarius, MAYER, *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, III, 1882, p. 565 et suivantes, ♂ et ♀.

Diplolepis ficarius caricæ, LATREILLE, *Hist. Nat. Crust. et Insect.*, XIII, 1805, p. 208, ♀.

Diplolepis ficus caricæ, DUMERIL, *Mém. Ac. Sc. Paris*, XXXI, 1860, p. 964, ♀.

Chalcis centrinus, GALLESIO, *Pomona Ital.*, Part. Scient., fasc. I, Pisa, 1820, p. 99, ♀.

Cynips caricæ, WESTWOOD, *Trans. Ent. Soc. London*, II, 1840, p. IV, n. 214.

Philotrypesis longicauda, FÖRSTER, *Verh. naturh. Ver. Preuss. Rheinl.*, XXXV, 1878, p. 60, ♀.

Idarnella caricæ, SAUNDERS, *Trans. Ent. Soc. London*, 1883, p. 385-388, ♀.

Philotrypesis caricæ, MAYR, *Verh. zool. bot. Ges. Wien*, XXXV, 1885, p. 222-223, ♂ et ♀.

Philotrypesis caricæ, ASHMEAD, *Mem. Carnegie Mus.*, I, n° 4, 1904, p. 237.

Philotrypesis ficus caricæ, SCHMIEDEKNECHT, *Genera Insectorum*, fasc. 97, 1909, p. 90, ♂ et ♀.

Philotrypesis caricæ, GRANDI, *Boll. Lab. Zool. Portici*, XV, 1921, p. 109-118, ♂ et ♀.

Polanisa caricæ, HOFFMEYER, *Entom. Meddeles.*, XVII, 1930, p. 234.

Philotrypesis caricæ, GRANDI, *Atti della Accad. Naz. dei Lincei, Mem.*, sér. VIII, vol. V, fasc. 1, 1955, p. 11.

2. — Répartition géographique.

Blastophaga psenes (L.) et *Philotrypesis carica* (L.) vivent à l'intérieur des réceptacles du Caprifiguier, *Ficus carica* L., qui possède une très grande aire de répartition, commençant au Nord-Ouest de l'Inde, s'étendant à l'Ouest entre le

25^e et le 45^e degré de latitude Nord, englobant Pakistan, Baloutchistan, Afghanistan, Perse, côte sud de la mer Caspienne, Transcaucasie, Mésopotamie, Arabie, Crimée, Asie Mineure, Grèce et ses îles, Italie jusqu'à Bolzano et Istrie, France du Sud, Espagne du Sud, Algérie, Maroc et Canaries. De plus, on a importé, en 1899, le *Blastophaga psenes* (L.) en Californie, pour effectuer la caprification des Figues de Smyrne. Le *Blastophaga* s'y est maintenu depuis. MAYR (1885) indique que le *Blastophaga psenes* (L.) vit dans des réceptacles de *Ficus serrata* Forsk. à Beg Degh, de *Ficus pseudocarica* Miq. en

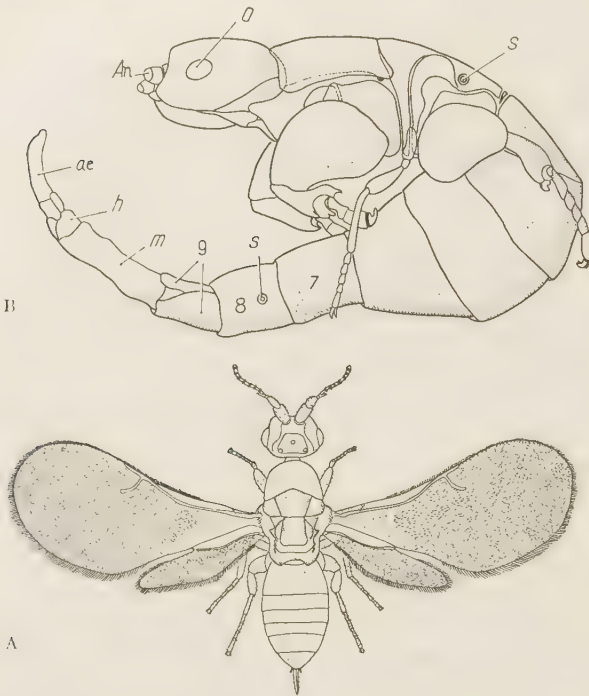


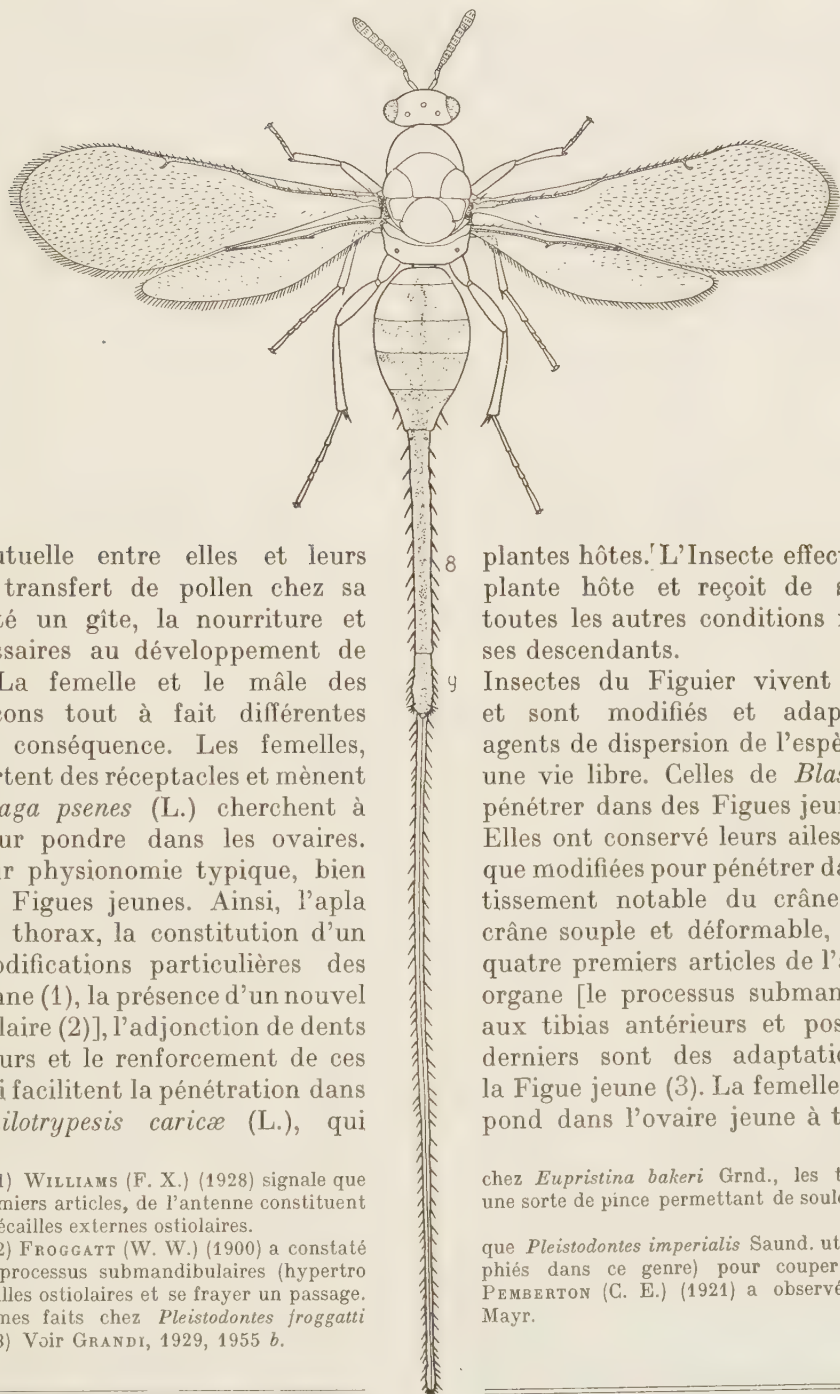
Fig. 1. — *Blastophaga psenes* (L.).

A, femelle ; B, mâle. *ae.*, aedeagus ; *An.*, antenne ; *h.*, armature génitale ; *m.*, collier membraneux tubulaire ; *o.*, œil ; *s.*, spiracle ; 7, 8, 9, septième, huitième et neuvième segments abdominaux. (D'après GRANDI, 1929.)

Abyssinie, de *Ficus persica* Boiss. à Sciras, en Perse, de *Ficus serrata* le Forsk. sur les côtes de la mer Rouge.

3. — Adaptations morphologiques, le milieu et le comportement des sexes, le dimorphisme sexuel.

La riche faune d'Insectes qui vivent à l'intérieur des réceptacles de diverses espèces de *Ficus* démontre que ces petits Hyménoptères sont merveilleusement adaptés aux conditions de vie et aux fonctions qu'ils doivent accomplir. En effet, ces adaptations sont tellement poussées chez les Agaontides qu'il existe une sorte de symbiose et une dépendance



mutuelle entre elles et leurs le transfert de pollen chez sa côté un gîte, la nourriture et cessaires au développement de

La femelle et le mâle des façons tout à fait différentes en conséquence. Les femelles, sortent des réceptacles et mènent *phaga psenes* (L.) cherchent à pour pondre dans les ovaires. leur physionomie typique, bien les Figues jeunes. Ainsi, l'apla du thorax, la constitution d'un modifications particulières de tenne (1), la présence d'un nouvel bulaire (2)], l'adjonction de dents rieurs et le renforcement de ces qui facilitent la pénétration dans *Philotrypesis caricæ* (L.), qui

(1) WILLIAMS (F. X.) (1928) signale que premiers articles, de l'antenne constituent les écailles externes ostiolaires.

(2) FROGGATT (W. W.) (1900) a constaté les processus submandibulaires (hypertro écailles ostiolaires et se frayer un passage. mêmes faits chez *Pleistodontes froggatti*

(3) Voir GRANDI, 1929, 1955 b.

plantes hôtes. L'Insecte effectue plante hôte et reçoit de son toutes les autres conditions né- ses descendants.

Insectes du Figuier vivent de et sont modifiés et adaptés agents de dispersion de l'espèce, une vie libre. Celles de *Blasto- pénétrer* dans des Figues jeunes Elles ont conservé leurs ailes et que modifiées pour pénétrer dans tissement notable du crâne et crâne souple et déformable, les quatre premiers articles de l'an- organe [le processus submandi- aux tibias antérieurs et posté- derniers sont des adaptations la Figue jeune (3). La femelle de pond dans l'ovaire jeune à tra-

chez *Eupristina bakeri* Grnd., les trois une sorte de pince permettant de soulever

que *Pleistodontes imperialis* Saund. utilise phiés dans ce genre) pour couper les PEMBERTON (C. E.) (1921) a observé les Mayr.

Fig. 2. — *Philotrypesis caricæ* (L.), femelle : 8, 9, huitième et neuvième segments abdominaux.

vers la paroi du réceptacle, est pourvue d'une tarière dont la longueur est remarquable. Par ailleurs, ses huitième et neuvième segments abdominaux sont fortement modifiés, allongés et flexibles, pour soutenir et guider la tarière en érection.

Les mâles sont enfermés toute leur vie dans le réceptacle et exposés à son micro-climat (humidité et obscurité perpétuelles). La locomotion, dans cet espace restreint (presque rempli de fleurs femelles) est malaisée. L'activité principale des mâles est la recherche des ovaires

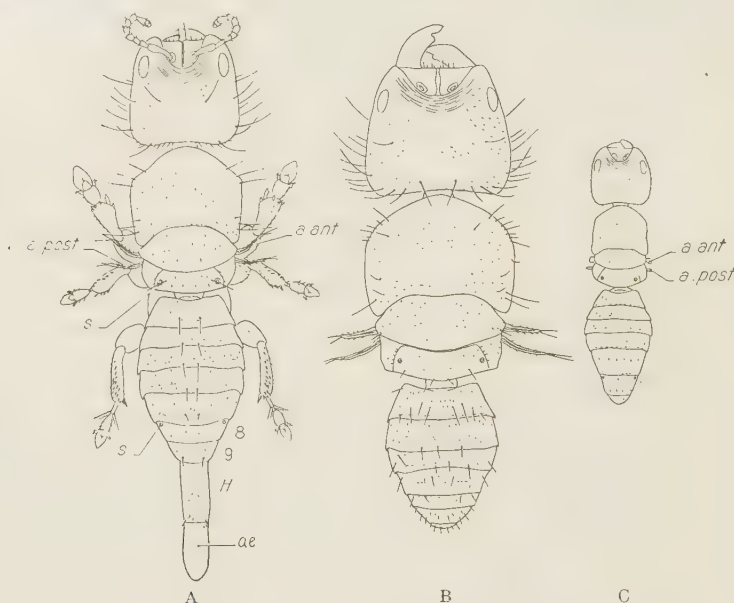


Fig. 3. — *Philotrypesis caricæ* (L.), mâles polymorphiques : A, forme normale (« eumegetic » ; B, forme géante (« epimegetic ») ; C, forme naine (« ipomegetic »). (D'après GRANDI, 1930.)
a. ant., aile antérieure ; a. post., aile postérieure ; ae., ædeagus ; H, armature génitale ; s., spiracle ; 8, 9, huitième et neuvième segments abdominaux.

contenant les femelles, l'ouverture de ces ovaires et la fécondation de ces femelles.

Les adaptations et les modifications que présentent les mâles ont pour effet de faciliter ces fonctions dans ce milieu particulier. Ainsi, les mâles sont subvermiformes, allongés, pourvus d'antennes et de pattes courtes et leur tégument est fortement sclérifié, ce qui favorise leur locomotion. Le prothorax est devenu grand et robuste, et les ailes ont disparu [*Blastophaga psenes* (L.)] ou sont très réduites [*Philotrypesis caricæ* (L.)]. Les tibias des pattes antérieures et postérieures sont raccourcis et armés de dents complexes et d'épines odontoïdes. Les antennes courtes sont pourvues de quelques organes sensoriels concentrés à l'extrémité distale ; elles sont rétractiles dans une dépression antéro-dorsale du crâne, ce qui empêche leur arrachement lors d'un déplacement difficile.

L'ouverture des ovaires contenant les femelles est effectuée par les mandibules renforcées : chez *Philotrypesis caricæ* (L.), elles sont grandes, robustes, fortes et utilisées comme organes d'attaque et de défense. Chez *Blastophaga psenes* (L.), où les femelles sont fécondées dans l'ovaire, les septième, huitième et neuvième segments de l'abdomen sont, dans l'ensemble, merveilleusement adaptés à l'accomplissement de cet acte.

Ainsi, l'influence de conditions différentes agissant sur les deux sexes de *Blastophaga psenes* (L.) et *Philotrypesis caricæ* (L.) les a modifiés dans des sens bien différents. Il en résulte, chez ces Insectes, un *dimorphisme sexuel* très prononcé (fig. 1, 2, 3).

CHAPITRE II

LIEUX DE RÉCOLTE, MÉTHODES, TECHNIQUES

Lieux de récolte.

Nous avons commencé nos études en mars 1955 à la Station Biologique des Eyzies, en Dordogne. Le matériel nécessaire a été récolté, chaque semaine, à Domme, Beynac et Trémolat. Le froid de l'hiver 1955-1956 et particulièrement du mois de février 1956 (— 15, — 20, — 22° C., etc.) a pratiquement tué tous les Caprifiguiers et leur faune entomologique. En avril 1956 donc, nous sommes allés plus au Sud, dans la région de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), où nous avons trouvé quelques Caprifiguiers en bon état avec les Insectes qui leur sont inféodés. Nous avons constaté que, même dans le Midi de la France, de la frontière italienne à la frontière espagnole, peu de Caprifiguiers ont été épargnés par le froid. Ceux qui restaient en bon état se trouvaient à l'abri du vent. En avril 1956 donc, nous avons repris nos études au Laboratoire Arago, à Banyuls-sur-Mer, en récoltant du matériel au Puig del Mas (Banyuls-sur-Mer) et à Notre-Dame-de-Consolation, région montagneuse (altitude environ 450 m), près de Collioure.

Méthodes et techniques.

1. **Biologie.** — Les branches de Caprifiguiers portant des réceptacles presque mûrs ont été transportées au laboratoire, et leur extrémité inférieure plongée dans du liquide physiologique pour prolonger la vie de la branche. Chaque réceptacle dans lequel il n'y avait pas encore eu d'éclosions, était entouré d'un petit sac de mousseline attaché au pétiole du

réceptacle par une bande de chatterton. Les femelles qui éclosaient chaque jour étaient récoltées dans des tubes d'élevages. Quand toutes les femelles étaient écloses, les Figues étaient ouvertes et le nombre de mâles qu'elles contenaient était déterminé. Les observations faites dans la nature ont montré que la durée de l'éclosion variait suivant les arbres et suivant les régions. La durée d'incubation de l'œuf et celle des stades larvaires, prénymphal et nymphal, étaient déterminées d'après des dissections d'ovaires récoltés chaque semaine.

Le comportement des mâles et leur copulation ont été étudiés dans des réceptacles coupés en deux moitiés et observés sous la loupe binoculaire. L'oviposition chez *Philotrypesis caricæ* (L.) a été observée dans la nature et étudiée en détail au laboratoire avec une loupe. Au cours d'expériences au Laboratoire, *Blastophaga* ainsi que *Philotrypesis* acceptaient de pondre dans les jeunes réceptacles du Caprifiguiier.

En vue d'augmenter le taux de parasitisme dans la nature par *Philotrypesis* (seul moyen d'amoinrir les difficultés de recherches des œufs et des stades post-embryonnaires), nous avons sélectionné les jeunes Caprifigues où *Blastophaga* avait déjà déposé ses œufs. Elles étaient reconnaissables à la présence des ailes de *Blastophaga* rejetées sur les écailles ostiolaires ou dans les environs. Sur l'arbre, les Caprifigues étaient entourées chacune d'un petit sac de mousseline non adhérent à la Figue et fixé à la tige par une bande de chatterton. Dans chaque sac étaient introduites cinq à huit femelles de *Philotrypesis caricæ* (L.) écloses la veille, nourries d'une solution de miel dans l'eau. Les *Philotrypesis* pondaient volontiers dans la plupart des ovaires de chaque Figue, augmentant ainsi le pourcentage de parasitisme. De la sorte, l'âge des œufs étant fixé approximativement, pour chaque réceptacle, il était possible de suivre le développement des stades post-embryonnaires.

Le milieu de développement, les ovaires du Caprifiguiier, est si particulier qu'il est impossible de faire des élevages au laboratoire. Nos « élevages » ont donc été effectués sur des Caprifiguiers, dans la nature.

2. **Morphologie, anatomie.** — La morphologie et l'anatomie ont été étudiées par la dissection de chaque système, dans une solution physiologique, sous la loupe binoculaire et sous le microscope. Des préparations microscopiques furent colorées avec du carmin boracique.

Le système trachéen des femelles adultes et des mâles de *Philotrypesis caricæ* (L.) a été examiné par la méthode de SEURAT (1899) modifiée, plus simple que celle de WIGGLESWORTH (1950). Les Insectes adultes étaient immergés dans une coupelle de glycérine durant 2 à 3 heures. Puis ils étaient montés dans de la glycérine entre lame et lamelle et examinés sous microscope. Les trachées et les trachéoles apparaissaient en noir sous une lumière indirecte. L'observation devait être effectuée dans les quelques heures qui suivaient la préparation, car, au bout de ce temps, la glycérine se substituait à l'air du système trachéen.

Le système trachéen de la larve était examiné également à la faveur

d'un montage dans de la glycérine, mais il devait être étudié immédiatement au microscope.

3. *Histologie*. — La méthode classique suivante a été utilisée : fixation au Bouin alcoolique, coupe à 5 μ , coloration Prenant-Grassé à l'hématoxyline-éosine-vert lumière. Le ramollissement de la cuticule était obtenu simplement par remplacement de l'alcool absolu et du toluène par de l'alcool butylique.

DEUXIÈME PARTIE

BIOLOGIE

A. — BIOLOGIE DE *BLASTOPHAGA PSENES* (L.)

Introduction. — Des indications concernant la biologie de *Blastophaga psenes* (L.) se trouvent dans les ouvrages de botanistes, agronomes, historiens et philosophes, depuis HÉRODOTE, ARISTOTE, THÉOPHRASTE et PLINÉ. La plupart de ces indications ne se fondent pas sur des observations scientifiques et appartiennent au domaine de la fantaisie. Les seuls zoologistes qui se sont objectivement occupés du problème sont : MAYER (1882), à la Station Zoologique de Naples ; HOWARD (1900), en Californie, et GRANDI (1919-1930), en Italie. Ce dernier auteur, spécialiste mondial des Insectes du Figuier, a publié une importante monographie sur la biologie de *Blastophaga psenes* (L.). Ses conclusions, basées sur des observations morphologiques et anatomiques précises, paraissent très exactes. Nous ne donnerons donc ici qu'une brève description de la biologie de *Blastophaga psenes* (L.), d'après les observations personnelles faites au cours de nos recherches. Quelques-unes de ces observations sont indispensables à la compréhension de la biologie de *Philotrypesis caricæ* (L.), thème principal de ce travail.

CHAPITRE III

ÉCLOSION, SEX-RATIO, PONTE

Blastophaga psenes (L.) est une espèce protandre ; les mâles sortent des ovaires où ils se sont développés en découpant une ouverture dans la paroi avec leurs mandibules. Puis ils recherchent les ovaires contenant les femelles. Les mâles à antennes amputées de leur dernier article semblent s'égarer dans le réceptacle et ne parviennent pas à trouver l'ovaire contenant la femelle de *Blastophaga psenes* (L.). Cette expérience paraît prouver que le mâle est attiré par une odeur émanant de la femelle, odeur perçue par les organes sensoriels (chimiorécepteurs) localisés sur le dernier article antennaire. Cette perception est suffisamment précise pour que les mâles ne confondent pas un ovaire contenant leur femelle avec celui contenant la femelle ou le mâle de *Philotrypesis caricæ* (L.).

Le mâle découpe une ouverture dans la paroi de l'ovaire, introduit son abdomen tubulaire à travers cette ouverture et féconde la femelle qui s'y trouve. *Blastophaga psenes* (L.) est polygame. Le même mâle féconde plusieurs femelles. CORTE (1921) croit que « le mâle mange abondamment pendant les premières heures qui suivent sa sortie » et pense que « son aliment de choix est, en général, la paroi des galles ». « C'est son besoin de manger qu'il satisfait lorsqu'il découpe une ouverture pour se dégager ; ce besoin, combiné à celui de la reproduction, lui fait ouvrir les galles des femelles. Et, lorsqu'il revient, après la fécondation, agrandir l'orifice par lequel sortira la femelle, il ne fait, en somme, que revenir à son aliment préféré. » Il nous est impossible d'adhérer à l'opinion de CORTE, car le tube digestif de plusieurs mâles que nous avons examinés ne contenait pas de particules pouvant provenir de la paroi ovarienne.

Immédiatement après la fécondation, la femelle sort de son ovaire à travers l'ouverture pratiquée par le mâle et sort du réceptacle en suivant le canal ostiolaire. Le *sex-ratio* normal varie entre 9 et 18 mâles pour 100 femelles. Il correspond bien à celui observé par GRANDI (10 à 15 mâles pour 100 femelles).

La longévité des mâles est de vingt-quatre à trente-six heures, et celle des femelles, de deux à quatre jours. GRANDI est parvenu à conserver quelques femelles vivantes quatre à cinq jours, et VALLESE (1904), huit jours. Les mâles meurent, en général, à l'intérieur du réceptacle, sans avoir vu la lumière du jour ; ils sortent exceptionnellement à travers l'ostiole.

Une fois sorties du réceptacle, les femelles nettoient et séchent leurs corps et leurs ailes et prennent un court repos avant de rechercher de jeunes Figes pour y pondre. La pénétration dans la jeune Figue est rendue difficile par la résistance qu'offrent les écailles ostiolaires. L'Insecte perd ses ailes et plusieurs articles de ses antennes ; c'est ainsi mutilé qu'il pénètre à l'intérieur d'une jeune Figue.

Nous avons déjà mentionné les adaptations morphologiques qui facilitent la pénétration. *Blastophaga psenes* (L.) pond un œuf par ovaire. Cet œuf est pourvu d'un long pédoncule (fig. 4, A). SOLMS-LAUBACH (1882) a le premier réfuté l'assertion erronée de GASPARRINI (1865), selon laquelle l'œuf de *Blastophaga psenes* (L.) se trouverait placé entre l'ovule et la paroi ovarienne. En 1882 également, SOLMS-LAUBACH a démontré que l'Insecte se fraie un canal artificiel (*Stichkanal*) à travers le style avec sa tarière. Plusieurs autres chercheurs ont confirmé ultérieurement cette observation. Enfin, en 1909, LONGO a suivi avec exactitude le chemin que prend la tarière au cours de l'oviposition. L'œuf est pondu dans l'ovaire entre le tégument interne et le nucelle, son pédoncule étant fixé dans le tissu funiculaire. En même temps que la ponte, *Blastophaga psenes* (L.) injecte un peu de la sécrétion de ses glandes à venin. GRANDI estime à 300 ou 400 le nombre d'œufs pondus par une femelle dans un réceptacle. Ce nombre varie suivant la taille du réceptacle, le nombre des fleurs à styles courts et le nombre de *Blastophaga* qui ont pénétré dans un même réceptacle. Chaque ponte dure en moyenne deux minutes, ou un

peu plus. Après que ses œufs sont pondus, la femelle meurt, épuisée, généralement à l'intérieur du réceptacle. Très rarement, elle sort à travers le canal ostiolaire, comme l'a constaté EISEN en 1896. Au cours de nos expériences, nous avons eu l'occasion de l'observer une fois.

L'effet de la ponte de *Blastophaga psenes* (L.) dans l'ovaire du Capri-figuier est connu depuis la découverte de LOXGO (1906) et fut confirmé ensuite par LECLERC DU SABLON (1907). L'oosphère ne se développe pas en embryon (LOXGO, 1909), mais le noyau secondaire du sac embryonnaire se divise comme s'il y avait eu fécondation normale. L'endosperme a ainsi une origine parthénogénétique. D'après LOXGO, l'excitation résultant de l'oviposition produit des réactions analogues à celles de la fécondation normale : notamment le développement de la paroi ovarienne et l'empêchement de la chute prématurée du réceptacle. En 1919, GRANDI a découvert qu'il existait chez la femelle de *Blastophaga psenes* (L.) un système de glandes à venin très développé et que l'Insecte injecte un peu de la sécrétion de ces glandes au cours de l'oviposition. Cet auteur a émis l'hypothèse vraisemblable que ce serait la sécrétion des glandes à venin qui déclencherait les divisions du noyau secondaire du sac embryonnaire. Ainsi s'opérerait le développement parthénogénétique de l'endosperme dont la larve de *Blastophaga psenes* (L.) se nourrit.

CHAPITRE IV

DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE ET CYCLE ANNUEL

1. — Développement post-embryonnaire.¹

La larve sort de l'œuf après quelques jours d'incubation (fig. 4, B). Elle occupe la cavité de l'ovaire et se nourrit de l'endosperme. La durée des développements embryonnaire et post-embryonnaire dépend de la saison, du lieu, de l'altitude, etc. A son deuxième stade, la larve (fig. 4, C) est environ deux fois plus longue que large ; ses pièces buccales sont complètement développées et brun rougeâtre. Le fait qu'il reste une quantité très faible de nourriture dans l'ovaire démontre qu'elle est presque arrivée au terme de sa période larvaire. Bientôt elle cesse de se nourrir, et une constriction apparaît entre le quatrième et le cinquième segment, c'est-à-dire entre le thorax et l'abdomen de la future imago. Le premier et le deuxième segment deviennent plus convexes et plus grands ; sur le troisième et le quatrième segment apparaissent deux proéminences ventrolatérales, arrondies (fig. 4, D).

Cette étape marque le début d'une période de grandes transformations internes. Nous la désignerons sous le nom de *prénymphé*. En observant sous la loupe binoculaire des prénymphes fixées au Bouin alcoolique, nous

avons pu voir, sous le tégument, les ébauches des divers organes externes de la nymphe : on voit par exemple, sur la face ventrale du premier segment (tête), les ébauches des pièces buccales et, sur la face dorsale, celles des antennes ; les ébauches des trois paires de pattes se forment ventralement sous les deuxième, troisième et quatrième segments, où elles sont repliées sous le tégument. Chez la femelle, les ébauches des ailes antérieures et postérieures se forment sur les côtés dorso-latéraux du troisième et du

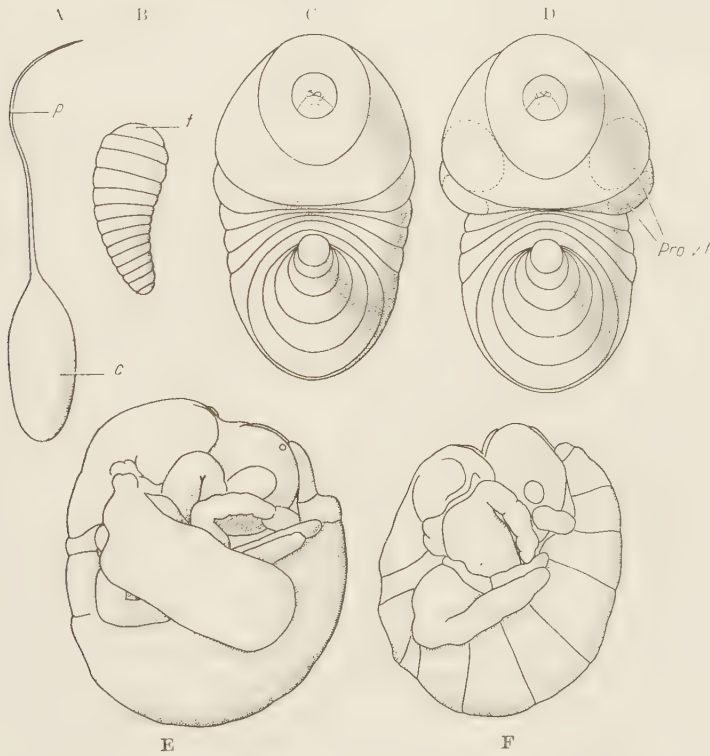


Fig. 4. — *Blastophaga psenes* (L.), œuf et stades post-embryonnaires.

A, œuf ; B, larve nouveau-née (premier stade) ; C, larve du deuxième stade ; D, prénymphe ; E, nymphe femelle ; F, nymphe mâle ; *c.*, corps de l'œuf ; *p.*, pédoncule ; *Pro.v.l.*, proéminences ventro-latérales ; *t.*, tête (premier segment). (D'après GRANDI, 1929.)

quatrième segment. Les deux paires de proéminences arrondies des troisième et quatrième segments semblent donc contenir les ébauches des deuxième et troisième paires de pattes et des deux paires d'ailes. D'autre part, chez la femelle, la tarière se développe à partir d'ébauches visibles sur la face ventrale des douzième et treizième segments de la prénymphe : les styles dérivent du douzième segment ; les ébauches du treizième segment se divisent longitudinalement en deux parties dont l'interne donne le gorgeret et l'externe les valves. Chez le mâle, une paire d'ébauches ventrales du treizième segment donne l'armature génitale. La prénymphe

est blanchâtre et environ deux fois plus longue que large. Elle occupe presque entièrement la cavité ovarienne de la Figue, où elle est repliée sur elle-même. Cette phase prénympheale a été décrite par GRANDI (1919-1930) comme étant la larve du dernier stade. La phase prénympheale est très éphémère (deux à quatre jours seulement) au printemps et en été. Par contre, c'est également à l'état de prénymphe que *Blastophaga psenes* (L.) passe l'hiver dans les *mammæ* (*cratiri* des Italiens). Durant l'hiver, la phase prénympheale est donc de très longue durée (quatre à cinq mois suivant la rigueur et la durée de l'hiver). La prénymphe se transforme ensuite en nymphe (fig. 4, E, F), puis en imago.

2. — Nombre de générations par an de *Blastophaga psenes* (L.).

a. *Cycle annuel de Caprifigues et de Blastophaga*. — Le nombre de générations annuelles de *Blastophaga psenes* (L.) dépend du nombre de générations annuelles de réceptacles sur les Caprifiguiers. En effet, le *Blastophaga* ne peut pondre que dans des réceptacles ayant une taille bien déterminée. Il est difficile de préciser exactement le nombre de générations de ces réceptacles, car les générations se chevauchent. De plus, d'après MAYER (1882), les générations se succèdent différemment suivant les arbres dans une même région, de sorte qu'elles paraissent plus nombreuses qu'elles ne le sont en réalité. Nous avons constaté que, dans une région donnée, le nombre de générations annuelles de réceptacles sur un même arbre dépend de l'âge de celui-ci, les jeunes arbres produisant toujours moins de générations que les arbres plus vieux. Le problème est encore compliqué par le fait que, « parmi les Caprifiguiers, il en est qui n'ont pas de générations printanières, mais, par contre, une génération estivale précoce ; chez d'autres encore, qui ont perdu la génération estivale, les fleurs hivernales suivent directement en automne la génération printanière retardée (ou la génération estivale précoce). Il en résulte que, chez les arbres qui ont une génération estivale et une génération hivernale, il n'y a souvent pas de séparation très nette, de sorte que, durant tout l'automne, les diverses générations se suivent sans interruption » (WERTH, 1934).

De ses études dans la région de Naples, MAYER (1882) a conclu qu'il existe dans cette région d'Italie trois générations annuelles de réceptacles (*profichi*, *mammoni* ou *fioroni* et *mammæ* ou *cratiri*) et trois générations de *Blastophaga psenes* (L.). Les recherches de GRANDI (1919 à 1930) semblent confirmer les observations de MAYER : trois générations de réceptacles et trois générations de *Blastophaga*. Pour les Caprifiguiers du Midi de la France, LECLERC DU SABLON (1910 b) a signalé que le schéma des trois générations de réceptacles, tout en étant exact dans certains cas, n'est pas général. Les Caprifiguiers qui portent des Figues d'automne sont en effet très rares et font même complètement défaut dans certaines localités où les Caprifiguiers sont pourtant communs. La plupart produisent seulement des Figues d'été et des Figues d'hiver, ou même unique-

ment des Figues d'hiver. D'après lui, il existe généralement deux générations de Figues et deux générations d'Insectes. Les Insectes qui sortent des Figues d'été pondent dans les Figues d'hiver, complétant ainsi leur cycle annuel. COTTE et REYNIER (1923) ont attribué seulement deux générations annuelles au *Blastophaga psenes* (L.) en Provence. A Fresno, en Californie, HOWARD (1900) et SCHWARZ (1901) ont constaté quatre générations annuelles de *Blastophaga psenes* (L.) qui se développent dans quatre générations correspondantes de Figues, une génération printanière, deux générations hivernales. Un cycle annuel de trois générations d'Insectes se développant dans trois générations de réceptacles a été retrouvé par WERTH (1934) en plusieurs endroits d'Asie Mineure.

b. **Observations personnelles.** — Dans le Midi de la France, nous avons constaté trois éclosions annuelles d'adultes de *Blastophaga psenes* (L.) (voir fig. 5). On trouve les adultes de la *génération hivernale* dès la troisième semaine d'avril jusque dans la première quinzaine de mai. Ces adultes pondent dans les réceptacles de la génération printanière qui sont prêts à recevoir les œufs de l'Insecte. A Notre-Dame-de-Consolation (1956), de nombreuses Figues de la génération printanière, qui, au moment de l'éclosion du *Blastophaga* dans la région, avaient dépassé le stade pendant lequel elles sont susceptibles de recevoir l'œuf de l'Insecte, ont jauni et sont tombées de l'arbre.

Les adultes de la *génération printanière* sont apparus à Banyuls, en 1956, dès les premiers jours de juillet et continuèrent d'éclore jusqu'à la fin de la troisième semaine du même mois. A Domme, Trémolat et Beynac, en Dordogne, 1955, nous les avons trouvés depuis le début de la deuxième semaine de juillet jusque dans la deuxième semaine d'août. Dans ces deux dernières régions, les Blastophages éclos avant le début de la troisième semaine de juillet périssaient sans pouvoir pondre dans la génération estivale de Figues qui n'étaient pas assez développées pour recevoir leurs œufs. La survivance de l'espèce était néanmoins assurée par *une partie des réceptacles de la génération estivale* qui étaient suffisamment développés vers la troisième semaine de juillet pour héberger les œufs des Blastophages printaniers les derniers éclos. Les réceptacles de *la deuxième partie de la génération estivale* sont restés dans un état de croissance ralentie (à l'état de bourgeon) jusqu'au début de la deuxième semaine de septembre à Banyuls en 1956 et jusqu'au début de la première semaine de septembre à Domme et Trémolat en 1955.

En général, les *adultes* sortis des réceptacles *estivaux précoces* pondent dans les réceptacles estivaux tardifs (par exemple, à Banyuls, en 1956, de la fin de la troisième semaine de septembre à la fin de la première semaine d'octobre ; à Domme et Trémolat, en 1955, du début de la deuxième semaine de septembre au début de la quatrième semaine de septembre). Le fait le plus remarquable concernant cette génération estivale précoce est que la durée de la période d'éclosion se prolonge, sur un même arbre, jusqu'à sept ou huit semaines (notamment à Banyuls, en 1956, de la fin de la troi-

sième semaine de septembre à la fin de la deuxième semaine de novembre : à Domme et Trémolat, en 1955, du début de la deuxième semaine de septembre à la fin de la première semaine de novembre).

Les adultes éclos à Banyuls (1956) de la fin de la première semaine d'octobre jusqu'à la fin de la troisième semaine du même mois, et à Domme et à Trémolat (1955) de la fin de la troisième semaine de septembre jusqu'à la fin de la première semaine d'octobre, ont péri sans pouvoir pondre dans les réceptacles de la génération hivernale qui étaient encore incapables

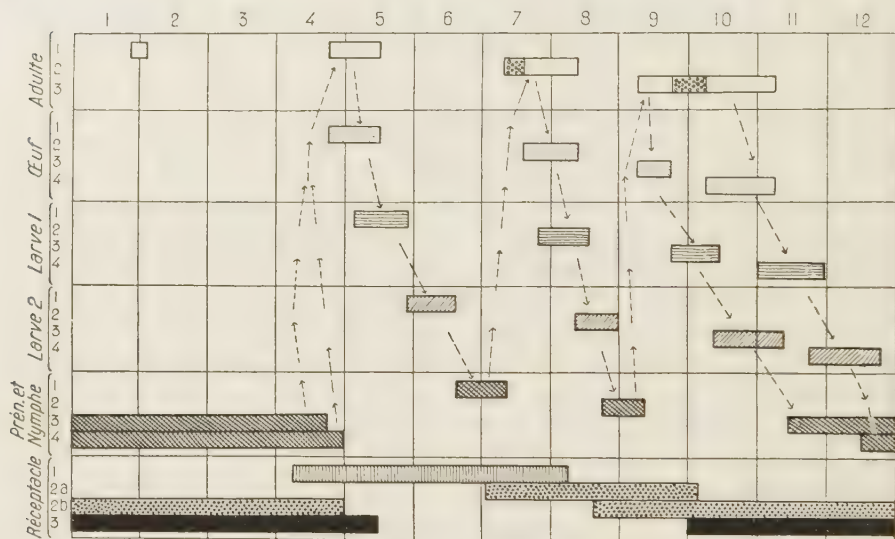


Fig. 5. — Schéma des générations annuelles de *Blastophaga psenes* (L.), de *Philotrypesis caricæ* (L.) et des Caprifigues en Dordogne (1955-1956). Les numéros 1-12 (horizontaux) indiquent les mois ; les numéros 1-4 (verticaux) indiquent les générations.

2a, caprifigues estivales précoces ; 2b, caprifigues estivales tardives. Les éclosions exceptionnelles du début de l'année 1956 (fin janvier au début de février) sont à remarquer. Les adultes de la génération printanière éclos avant le début de la troisième semaine de juillet et ceux de la génération estivale éclos dès la fin de la troisième semaine de septembre jusqu'à la fin de la première semaine d'octobre, indiqués par « oooooo » ont péri sans pouvoir pondre.

d'héberger les œufs de *Blastophaga*. Les Insectes éclos du début de la quatrième semaine d'octobre au milieu de la première semaine de novembre à Banyuls, et du début de la deuxième semaine d'octobre à la fin de la première semaine de novembre à Domme et à Trémolat, ont pondu dans les jeunes réceptacles de la génération hivernale qui étaient alors en état de recevoir leurs œufs.

Ainsi, du fait que la durée d'éclosion de la génération estivale précoce est exceptionnellement prolongée, les adultes précoces de cette génération pondent dans les réceptacles estivaux tardifs, et les adultes tardifs pondent dans les réceptacles hivernaux (*mammæ*). Ces deux générations distinctes de réceptacles (estivaux tardifs et hivernaux) mûrissent géné-

ralement (1) au printemps, après avoir hiverné, et les Blastophages qui se sont développés dans ces réceptacles éclosent généralement en avril (2).

Nous devons encore relever les observations personnelles suivantes :

1° La composition des inflorescences estivales tardives et hivernales est nettement différente. En effet, dans les réceptacles estivaux tardifs se trouvent non seulement une forte proportion de fleurs femelles dégénérées (abortives), mais aussi des fleurs femelles où se développe le Blastophage, et enfin quelques fleurs femelles fertiles, porteuses de graines ; les fleurs mâles font presque entièrement défaut. Par contre, les réceptacles hivernaux contiennent une forte proportion de fleurs femelles où se développe le Blastophage ; rarement, quelques fleurs fertiles portent des graines et presque pas de fleurs femelles abortives ou de fleurs mâles. En marquant des réceptacles de ces deux générations, nous avons pu les suivre durant tout l'hiver jusqu'au printemps.

2° En examinant les ovaires de plusieurs Figues estivales tardives (hivernant sur l'arbre) à Trémolat durant la première semaine de février 1956, nous avons constaté avec étonnement qu'elles contenaient des adultes, mâles et femelles, parfaitement développés, mais tous morts de froid (en raison de l'hiver particulièrement froid, — 20 à — 25° C pendant plusieurs jours) (voir fig. 5). En même temps, les Figues hivernales ne renfermaient que des prénymphe. Il semble donc que l'observation de CONCI (1924) puisse être exacte : elle s'expliquerait par le fait que le développement des Figues tardives estivales dépendrait d'une température favorable. Lorsqu'elles mûrissent prématurément, la métamorphose de leurs inquilins est aussi accélérée.

c. Conclusions. — Nous avons étudié le cycle annuel de *Blastophaga psenes* (L.) en Dordogne (Domme, Trémolat) et dans les Pyrénées-Orientales (région de Banyuls-sur-Mer). Le nombre de générations annuelles de *Blastophaga* dépend du nombre de générations annuelles de réceptacles sur les Caprifiguiers. Nos conclusions sont les suivantes :

1° Dans le Midi de la France, il existe, au maximum, quatre récoltes de Caprifigues appartenant à trois générations : une génération printanière, une génération estivale et une génération hivernale. Les réceptacles de la génération estivale se développent à deux époques différentes : certains sont précoces, d'autres tardifs.

2° De son côté, le *Blastophaga* a quatre générations d'œufs et quatre générations de stades post-embryonnaires ; les prénymphe des troisième et quatrième générations hivernent et se métamorphosent généralement dans

(1) D'après LECLERC DU SABLON (1908), « la récolte d'hiver n'est donc que le prolongement de la récolte d'automne. Les figues d'hiver sont des retardataires arrêtées dans leur développement par la saison froide ».

(2) Toutefois, CONCI (1924) signale comme étrange le fait que plusieurs adultes de la troisième génération (hivernale) ont achevé leur développement vers la fin de décembre, le milieu de janvier et pendant la première semaine de février. Il s'agit d'un cas exceptionnel dont nous reparlerons plus loin.

les figues estivales tardives et hivernales respectivement, au début du printemps. Il en résulte qu'il y a seulement *trois générations d'adultes*.

3° En 1956, en Dordogne (Trémolat), nous avons eu des éclosions de *Blastophaga* et de *Philotrypesis* à partir des Figues estivales tardives, durant la première semaine de février (voir fig. 5). Ces éclosions nous paraissent exceptionnelles. CONCI (1924, *loc. cit.*) a observé un cas semblable.

4° La durée d'éclosion des adultes de la génération estivale précoce est très prolongée (sept à huit semaines). Ceux qui éclosent au début de cette période pondent dans les Figues estivales tardives, ceux qui éclosent plus tard, pondent dans les figues hivernales.

* * *

Nos observations diffèrent de celles de MAYER (1882), GRANDI (1919-1930) et WERTH (1934), qui ont signalé trois générations d'œufs, trois générations de stades post-embryonnaires et trois générations d'adultes. Elles ne s'accordent pas non plus avec celles d'HOWARD (1900) et de SCHWARZ (1901), qui ont décrit quatre générations d'œufs, quatre générations de stades post-embryonnaires et quatre générations d'adultes. L'apparition des réceptacles de la génération estivale à deux époques différentes et la maturation des réceptacles estivaux tardifs en même temps que les réceptacles hivernaux ont échappé à MAYER, GRANDI et WERTH. HOWARD et SCHWARZ admettaient le fait que les réceptacles hivernant sur l'arbre appartenaient à deux générations distinctes, mais ils n'admettaient pas que la durée d'éclosion des Insectes de la génération estivale précoce pût se prolonger jusqu'à sept ou huit semaines sur le même arbre. Ils ont donc suggéré quatre générations annuelles d'adultes.

B. — BIOLOGIE DE *PHILOTRYPESIS CARICÆ* (L.)

Introduction. — Les femelles de *Philotrypesis caricæ* (L.) sont connues depuis fort longtemps déjà; en effet, d'après TRABUT (1901), IBN-AL-AOUAM écrit en 1160, dans son ouvrage intitulé *Kitab-al-Fellahab*, « qu'il existe dans les Caprifigues une [autre] espèce de mouche de couleur rouge avec une queue ». Celle-ci ne peut-être que *Philotrypesis caricæ* (L.). Depuis cette époque, l'Insecte en question a été à nouveau signalé par plusieurs auteurs. Toutefois, nos connaissances concernant la biologie de *Philotrypesis* sont restées jusqu'ici limitées à quelques observations de LICHTENSTEIN (1919) et de GRANDI (1921-1930). Nous exposerons les observations de ces auteurs dans les chapitres suivants.

CHAPITRE V

ÉCLOSION, ACCOUPLEMENT, SEX-RATIO

1. — Éclosion.

Philotrypesis caricæ (L.) éclôt en même temps que *Blastophaga psenes* (L.). En effet, en 1955, les adultes de *Philotrypesis* de la génération hivernale commençaient d'éclore à Domme, à Trémolat et à Beynac, dès le début de la troisième semaine d'avril. L'époque d'éclosion varie, il est vrai, suivant l'altitude, la température, la latitude, la nature des réceptacles (précoces ou tardifs), etc. Par exemple, en 1956, après un hiver exceptionnellement froid (en février et mars), les premières éclosions de la génération hivernale ne commencèrent que vers le 22 avril à Banyuls. A Notre-Dame-de-Consolation (Collioure), située à 450 m d'altitude, au fond d'une vallée encerclée de crêtes montagneuses, l'éclosion de la génération hivernale fut retardée d'un mois, jusqu'au 25 mai. Comme l'a fait remarqué GRANDI pour le *Blastophaga*, la période d'éclosion des *Philotrypesis* varie considérablement suivant les réceptacles (sur un même arbre) et suivant la localité. Nous avons constaté que les *Philotrypesis* contenus dans un même réceptacle éclosent dans un intervalle de quatre à six jours en moyenne. La courbe nombre de femelles/durée de l'éclosion démontre que le nombre maximum d'individus sortent d'un même réceptacle le deuxième jour. Dans le laboratoire, les éclosions eurent lieu le matin et l'après-midi. Dans la nature, sur l'arbre, les éclosions atteignaient leur maximum le matin lorsque les conditions atmosphériques étaient favorables.

Sur un arbre âgé, porteur de plusieurs centaines de réceptacles, les éclosions se poursuivent environ durant trois semaines. Cette durée est accrue dans les localités où se trouvent plusieurs Caprifiguiers, puisque les éclosions sur les divers arbres ne se correspondent pas.

2. — Comportement des mâles.

Philotrypesis caricæ (L.) est protandre. Comme les *Blastophages*, les mâles sortent des ovaires où ils se sont développés, en découpant avec leurs mandibules une ouverture dans la paroi de l'ovaire. Cette ouverture est effectuée en cinq à dix minutes ; elle est irrégulière et toujours plus grande que celle pratiquée par les mâles de *Blastophaga psenes* (L.). Une fois sortis de l'ovaire, les mâles se débarrassent des restes du tégument nymphal et des autres débris adhérant à leur corps. Puis ils s'en vont aussitôt à la recherche d'ovaires contenant des femelles. LICHTENSTEIN (1919) a remarqué que, « une fois éclos, les mâles de *Philotrypesis* cherchent à s'enfoncer entre les bases des ovaires, comme pour s'y cacher ». Nous pensons plutôt qu'ils agissent ainsi pour rechercher des femelles : en effet, ils tâtent avec leurs antennes les ovaires où sont enfermées leurs compagnes. Puis ils pratiquent une ouverture dans la paroi comme le font les *Blastophages*. Nous n'avons pas vu de mâle confondant un ovaire qui contient sa femelle avec un autre contenant la femelle ou le mâle de *Blastophaga psenes* (L.). Les mâles à antennes amputées de leur partie funiculaire ne réussissent pas dans leurs recherches et s'égarent parmi les ovaires. Comme nous l'avons observé chez *Blastophaga*, il semble que, chez *Philotrypesis caricæ* (L.), une odeur émanant de la femelle attire le mâle. Cette odeur serait perçue par les organes chimiorécepteurs, localisés sur la partie funiculaire des antennes du mâle.

LICHTENSTEIN (1919) décrit en détail la manière dont le mâle effectue l'ouverture dans la paroi de l'ovaire qui contient une femelle. « Les femelles ne sortent pas sans l'aide du mâle. Ce dernier ronge la paroi d'un ovaire à femelle, tout comme le *Blastophaga* ; ce n'est pas sans grands efforts. Il s'arc-boute sur les fleurs voisines et, à coups de ses fortes mandibules, arrache peu à peu des fragments de la cuticule ovarienne, prenant souvent quelques minutes de repos ; parfois aussi il s'arrête pour aller se promener ailleurs et revient, peu après, terminer son ouvrage ; d'autres fois encore, il s'interrompt pour se nettoyer. Enfin l'orifice est achevé. » Nous avons pu constater maintes fois qu'au cours de l'ouverture de l'ovaire contenant la femelle, le mâle introduit ses antennes, de temps à autre, à travers l'ouverture pour tâter la tête et les antennes de la femelle. Nous avons observé exceptionnellement que des femelles, n'ayant pas réussi à attirer les mâles, découpent elles-mêmes une ouverture dans la paroi de l'ovaire avec leurs mandibules et attendent que les mâles les aident à sortir. Aussitôt que l'ouverture est suffisamment agrandie, le mâle tire légèrement la femelle avec ses mandibules, puis la laisse sortir d'elle-même.

Quand deux ou trois mâles s'intéressent à la même femelle (comme c'est souvent le cas), une bataille acharnée s'engage. Les mâles se mordent et se pincant l'un l'autre avec leurs mandibules. Pattes et antennes sont très souvent arrachées dans ces batailles qui durent environ quinze minutes. Le mâle vainqueur s'accouplera à la femelle.

3. — Accouplement.

LICHTENSTEIN (1919) et GRANDI (1921) ont observé l'accouplement chez *Philotrypesis caricæ* (L.). Aussitôt que la tête et le thorax de la femelle sont sortis de l'ovaire, le mâle, tout en agitant ses antennes, grimpe sur le dos de la femelle. Quand l'abdomen de la femelle apparaît à son tour, le mâle fait pénétrer son armature génitale entre les urotergites et urosternites distaux de la femelle. Celle-ci véhicule le mâle, perché sur son dos. L'accouplement ne dure que quelques secondes.

MAYER (1882) et LICHTENSTEIN (1919) affirment que l'accouplement normal le plus fréquent chez *Philotrypesis caricæ* (L.) a lieu lorsque la femelle est encore enfermée dans son ovaire, le mâle faisant pénétrer l'extrémité de son abdomen à travers l'ouverture effectuée dans la paroi de l'ovaire [comme chez *Blastophaga psenes* (L.)]. LICHTENSTEIN ajoute que l'accouplement a lieu, très rarement, en dehors de l'ovaire, dans la cavité du réceptacle. GRANDI (1921) a aussi observé ce phénomène, mais il ne précise pas s'il s'agit du cas normal.

En réalité, malgré toutes les recherches effectuées, nous n'avons jamais vu de femelle s'accouplant dans l'ovaire comme le *Blastophaga psenes* (L.). Il est donc évident que, chez *Philotrypesis caricæ* (L.), l'accouplement a lieu normalement entre individus libres dans la cavité du réceptacle. Nos observations sont confirmées par les deux faits suivants :

1° Les spermathèques des femelles prélevées immédiatement à leur sortie de l'ovaire ne contiennent pas de spermatozoïdes.

2° Chez *Blastophaga psenes* (L.), où l'accouplement a lieu dans l'ovaire, le sex-ratio est de l'ordre de 9 à 18 mâles pour 100 femelles. Par contre, chez *Philotrypesis caricæ* (L.), le sex-ratio est de l'ordre de 55 à 60 mâles pour 100 femelles, phénomène qui pourrait être en relation avec les différences de comportement lors de la copulation (voir ci-dessous p. 30).

Philotrypesis caricæ (L.) est polygame; le même mâle féconde plusieurs femelles. Dans nos élevages, un mâle marqué a fécondé quatre femelles. Une fois fécondée, la femelle ne se livre pas à un deuxième accouplement.

4. — Sex-ratio.

Le nombre des mâles éclos dans un réceptacle est toujours inférieur à celui des femelles. Nous avons soigneusement compté les mâles et les femelles dans un grand nombre de réceptacles. Les résultats obtenus ne

sont pas homogènes. Peut-être les différences observées sont-elles en relation avec la nature des œufs (fécondés ou non), le nombre d'ovaires favorables à la ponte, l'épaisseur de la paroi du réceptacle (par rapport à la longueur de la tarière), la quantité de nourriture à la disposition des larves et la mortalité différentielle au moment de la métamorphose. Le tableau suivant montre le rapport des sexes chez *Philotrypesis caricæ* (L.) pour quatre récoltes de réceptacles provenant de diverses régions et appartenant à diverses générations.

1^o RÉCOLTE DE REMOULINS, GARD, 2 mai 1955 (génération hivernale).

RÉCEPTACLES.	NOMBRE DE FEMELLES.	NOMBRE DE MALES.
—	—	—
1	33	9
2	42	11
3	22	18
4	35	22
5	42	27
6	25	13
7	59	21
8	48	38
9	33	20
10	37	33
11	23	22
12	48	26
13	61	48
14	30	22
15	69	30
16	13	8
17	6	2
18	6	3
19	20	15
Total	652	388

Moyenne = 59,5 mâles pour 100 femelles.

2^o RÉCOLTE DE BEYNAC ET DE DOMME, 28 avril 1955 (génération hivernale).

RÉCEPTACLES.	NOMBRE DE FEMELLES.	NOMBRE DE MALES.
—	—	—
1	2	1
2	1	15
3	0	2
4	22	14
5	5	3
6	14	6
7	9	2
8	3	0
9	29	16
Total	85	59

Moyenne = 69,3 mâles pour 100 femelles.

3° RÉCOLTE DE REMOULINS, GARD, 2 août 1955 (génération printanière).

RÉCEPTACLES.	NOMBRE DE FEMELLES.	NOMBRE DE MALES.
1	69	41
2	14	6
3	21	4
4	9	0
5	10	1
6	40	18
7	5	9
8	9	5
9	5	1
10	45	37
11	79	27
12	2	0
13	0	2
Total	308	151

Moyenne = 49 mâles pour 100 femelles.

4° RÉCOLTE DE TRÉMOLAT, 22 septembre 1955 (génération estivale).

RÉCEPTACLES.	NOMBRE DE FEMELLES.	NOMBRE DE MALES.
1	63	37
2	25	5
3	0	2
4	1	1
5	10	9
6	11	13
7	13	3
8	11	4
9	47	21
10	4	1
11	3	0
12	6	4
13	35	30
Total	229	130

Moyenne = 56,7 mâles pour 100 femelles.

D'après les observations énumérées ci-dessus, on peut estimer le sex-ratio de *Philotrypesis caricae* (L.) à 55-60 mâles pour 100 femelles. Il est intéressant de signaler que la proportion des mâles est plus élevé pour la génération hivernale (59,5 mâles pour 100 femelles et 69,3 mâles pour 100 femelles). Par contre, dans la génération printanière, la proportion des mâles est relativement basse (49 mâles pour 100 femelles). Enfin, pour la génération estivale, la proportion des mâles est intermédiaire (56,7 mâles pour 100 femelles). Le sex-ratio varie donc suivant la saison.

Comme nous l'avons suggéré plus haut, le sex-ratio de *Philotrypesis caricae* (L.), plus élevé que chez *Blastophaga psenes* (L.), pourrait être en

relation avec le comportement sexuel au moment de la copulation. En effet, chez *Philotrypesis caricæ* (L.), au moment de l'accouplement, la femelle est libérée dans la cavité du réceptacle où elle se déplace activement, cherchant à sortir de la Figue. C'est alors qu'elle est fécondée par le mâle. Il est certain qu'avec une faible proportion de mâles beaucoup de femelles risqueraient de sortir des réceptacles sans avoir été fécondées. Mais, en raison de la proportion élevée de mâles polygames, la fécondation de la plupart des femelles est assurée.

Chez *Blastophaga psenes* (L.), nous savons qu'au moment de la fécondation, la femelle est littéralement prisonnière dans l'ovaire de *Ficus carica* L. Elle est libérée par le mâle seulement après avoir été fécondée. Un faible pourcentage de mâles polygames suffirait dans ce cas, à assurer la fécondation de toutes les femelles.

D'autre part, chez *Philotrypesis caricæ* (L.), il se produirait une mortalité différentielle dans des conditions de jeûne partiel au cours de la métamorphose. Les larves mâles, haploïdes, survivraient mieux que les larves femelles, diploïdes. Il en résulterait une augmentation appréciable dans le nombre des mâles par rapport à celui des femelles (sex-ratio). Nous reparlerons plus en détail de la mortalité différentielle dans le chapitre IX.

5. — Sortie des femelles.

Comme chez *Blastophaga psenes* (L.), les femelles de *Philotrypesis caricæ* (L.), écloses à l'intérieur du réceptacle, sortent le long du canal ostiolaire. Une fois libérées, elles se promènent à la surface du réceptacle et se débarrassent des particules tégumentaires nymphales ou des débris ovariens encore adhérent à leur corps.

6. — Comportement des femelles.

Les femelles volent activement. Dérangées, elles sautent et atterrissent un peu plus loin. Dans la nature, par temps froid ou pluvieux, nous les avons souvent vues inactives, abritées sous les feuilles du Caprifiguiier. Au cours de la ponte, si l'Insecte est inquiet par un objet mobile quelconque, il retire sa tarière et se réfugie de l'autre côté du réceptacle. Comme chez *Blastophaga psenes* (L.), les femelles de *Philotrypesis caricæ* (L.) sont fortement attirées par la lumière. Il est utile d'allumer une lampe lorsqu'on transfère ces Insectes dans les tubes. On constate qu'ils se dirigent toujours vers le côté le plus éclairé.

7. — Parthénogenèse.

Au laboratoire, des femelles parthénogénétiques de *Philotrypesis caricæ* (L.) pondent dans les jeunes réceptacles de *Ficus carica* L., mais nous n'avons pas pu obtenir le développement de tels œufs. Chez *Monodon-*

tomernus æreus Wlk. et la majorité des espèces entomophages de la famille *Callimomidæ*, une génération composée uniquement de mâles résulte de la reproduction parthénogénétique.

8. — Longévité.

La femelle de *Philotrypesis caricæ* (L.) vit plus longtemps que celle de *Blastophaga psenes* (L.) (voir p. 209). En effet, des femelles de *Philotrypesis* ont vécu dans mes élevages de trente à trente-cinq jours, nourries d'une solution de miel dissout dans de l'eau. Elles ont été maintenues vivantes vingt à trente-deux jours dans les élevages de CONCI (1924) et de quinze à vingt-cinq jours dans ceux de GRANDI (1921). Les mâles, par contre, ont une vie très brève, de vingt-quatre à trente-six heures, pendant laquelle ils cherchent, libèrent et fécondent les femelles. Ils meurent ensuite dans la cavité des réceptacles.

CHAPITRE VI

LA PONTE ET SON DÉTERMINISME

1. — Période de « préoviposition ».

La période de préoviposition chez *Philotrypesis caricæ* (L.) est de dix à dix-huit heures. LICHTENSTEIN (1919) et GRANDI (1921) ont décrit la ponte très particulière de *Philotrypesis caricæ* (L.), mais ne l'ont pas étudiée en détail.

2. — Ponte.

La femelle parcourt la surface du jeune réceptacle de Caprifiguiier à la recherche d'un endroit « favorable » à l'insertion de sa tarière. Cette recherche est effectuée à l'aide des antennes dont les extrémités distales tâtent la surface de la Figue. Lorsqu'il a trouvé un endroit « favorable », l'Insecte s'arrête, se dresse sur ses pattes de telle sorte que les coxas, les fémurs, les tibias et les tarses sont tendus complètement (fig. 6, A). L'abdomen est relevé vers l'avant. Simultanément, le neuvième segment se replie ventralement sous le huitième. La tarière est aussi dirigée entre les fémurs postérieurs de telle manière que son extrémité entre en contact avec la surface de la Figue.

Alors, l'Insecte procède à un examen plus détaillé de la région précise où il enfoncera sa tarière. Il semble que cet examen est effectué uniquement

à l'aide des épines (poils sensoriels tactiles) de l'extrémité des valves qui protègent la tarière. Parfois, l'Insecte abandonne l'endroit qu'il avait choisi et recommence ses recherches un peu plus loin. Lorsque commence la pénétration de la tarière, les huitième et neuvième segments modifiés,

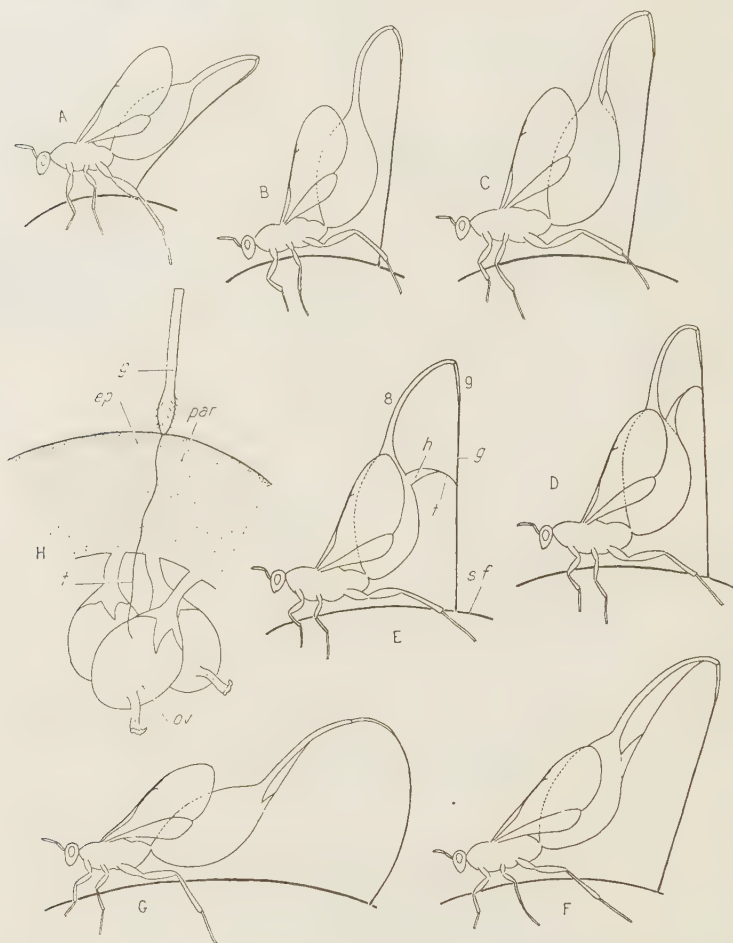


Fig. 6. — *Philotrypesis caricæ* (L.). A-G, les diverses phases de l'oviposition ; H, voie frayée par la tarière.

8, 9, huitième et neuvième segments abdominaux ; *ep*, épiderme ; *g*, gaine de la tarière ; *h*, hypopygium ; *par.*, parenchyme ; *s.f.*, surface de la caprifigue ; *t*, tarière.

allongés et cylindriques, exercent une pression sur la gaine de la tarière et maintiennent son extrémité au point choisi (fig. 6, B). Toutes ces pièces servent en outre de points d'appui renforçant la pénétration de la tarière dans la Figure. L'hypopygium (urosternites 7 et 8) s'abaisse lentement sous la septième urotergite de sorte que la base de la tarière est séparée de la gaine (fig. 6, C, D). La pointe de la tarière perce l'épiderme coriace du réceptacle

et s'enfonce dans le parenchyme. Pendant toute la durée de la ponte, les valves (ou gaine de la tarière) restent au point d'insertion de la tarière, renforçant sa pénétration, comme nous l'avons expliqué ci-dessus. Par contre, chez *Sycoscapteridea indicus* Joseph, où les valves manquent, les huitième et neuvième segments sont encore beaucoup plus allongés ; ils forment une sorte de gaine ; toutefois, dans ce cas, ils se séparent de la tarière dès que celle-ci a percé la surface de la Figue.

Chez *Philotrypesis caricæ* (L.), nous avons observé que la tarière est parfois quelque peu retirée, puis enfoncée à nouveau dans une direction un peu différente. Lorsque la ponte a lieu, l'hypopygium est dans une position perpendiculaire à la face ventrale de l'abdomen et la tarière est enfoncée jusqu'à mi-hauteur de la gaine (fig. 6, E).

LICHTENSTEIN (1919) dit qu'en position finale, au moment de la ponte, la région hypopygée de l'abdomen s'abaisse jusqu'à la surface de la Figue et que la tarière est alors entièrement enfoncée. Il ajoute que les valves reviennent à l'état de repos, c'est-à-dire dans le prolongement du corps. Nous n'avons jamais pu observer de cas semblable. Toutefois, un tel cas pourrait se présenter lorsque la paroi de la Figue est exceptionnellement épaisse (c'est-à-dire aussi épaisse que la longueur de la tarière). A POIJOL (1923), il paraît « que toutes les Caprifigues ne doivent pas être aptes à recevoir les œufs de *Philotrypesis caricæ* (L.), car, chez certaines, en effet, l'épaisseur du substratum (paroi) est bien supérieure à la longueur de la tarière ». D'autre part, les valves de la tarière sont ramenées en position de repos seulement si l'Insecte est gêné au cours de la ponte par un objet mobile.

LICHTENSTEIN (1919) pense que l'œuf de *Philotrypesis* est déposé dans un ovaire. « Une fois la tarière retirée, dit-il, il est fort difficile, sinon impossible, de retrouver l'orifice (par où la tarière a percé la paroi de la Figue) à cause du resserrement des tissus végétaux. » Cet auteur n'a jamais pu suivre la voie frayée par la tarière ni observer l'œuf et sa position finale dans l'ovaire de *Ficus carica* L. Nous avons résolu ce problème en coupant la tarière en position de ponte (fig. 6, E) après que l'œuf avait été pondue et avant que l'Insecte ne commence de retirer sa tarière. Puis la voie frayée par la tarière dans la paroi de la Figue fut étudiée par dissection (fig. 6, H). L'œuf de *Philotrypesis caricæ* (L.) est pondue dans l'ovaire de *Ficus* entre le tégument interne et le nucelle, avec son pédoncule fixé dans les téguments. Dans tous les cas, l'ovaire contenait déjà un œuf de *Blastophaga psenes* (L.) (fig. 7, C). Étant donné que la ponte du *Philotrypesis* est effectuée de l'extérieur, il arrive souvent que les œufs sont déposés dans les ovaires à pédoncules courts qui sont les plus rapprochés de la paroi.

Le retrait de la tarière après la ponte est intéressant à observer. La femelle s'avance lentement, en ramenant peu à peu l'hypopygium et la tarière à leur position de repos (fig. 6, F, G). La tarière est nettoyée aussitôt après à l'aide des éperons tibiaux des pattes postérieures. Souvent la femelle recommence de pondre, sans prendre de repos. La durée moyenne de la ponte est d'environ quinze minutes.

3. — Déterminisme de la ponte.

Philotrypesis caricæ (L.) pond exclusivement dans les jeunes ovaires de *Ficus carica* L. où *Blastophaga psenes* (L.) a déjà déposé ses œufs. En même temps que l'œuf, la femelle injecte un peu de venin.

Comme nous l'avons expliqué, la ponte de *Philotrypesis* s'effectue en trois temps : 1° recherche d'un endroit favorable à l'implantation de la tarière ; 2° percement de la paroi de réceptacle et introduction de la tarière dans l'ovaire ; 3° ponte. Dans la recherche de l'endroit favorable à la ponte, les antennes jouent un rôle important, elles explorent la surface de la Figue. Les sensations olfactives perçues par les antennes déterminent l'érection de la tarière et son introduction dans la paroi de la Figue (1). En utilisant des hôtes expérimentaux, tels que des Figues cultivées et des Figues sauvages dont les ovaires n'hébergent pas de *Blastophaga*, on découvre que ces sensations ne suffisent pas à déclencher la ponte. En effet, bien que les femelles introduisent leur tarière dans ces hôtes expérimentaux, elles n'y déposent jamais d'œufs.

Les facteurs indispensables à la ponte de *Philotrypesis caricæ* (L.) sont : 1° la présence d'un œuf de *Blastophaga psenes* (L.) ; 2° la présence de venin injecté par le *Blastophaga*. Cette dernière substance provoque dans le jeune ovaire une multiplication cellulaire de sorte que la larve de *Blastophaga psenes* (L.) y trouve la nourriture indispensable à son développement.

Il semble que le second facteur soit plus important que le premier, car la larve de *Philotrypesis caricæ* (L.) n'est pas entomophage, mais phytophage (K. J. JOSEPH, 1955) comme nous le verrons ultérieurement (p. 233). Certains ovaires que nous avons examinés contenaient un œuf de *Blastophaga psenes* (L.) non éclos et le dernier stade larvaire de *Philotrypesis caricæ* (L.).

La femelle de *Philotrypesis caricæ* (L.) n'entre en contact avec l'ovaire que par l'intermédiaire de sa tarière. Des organes sensoriels localisés dans cet organe doivent donc renseigner l'Insecte sur les différences entre un ovaire favorable à la ponte et un ovaire qui ne l'est pas. Une étude détaillée de la tarière a révélé la présence de sept sensilles campaniformes près de l'extrémité de chacun des deux styles de la tarière. Des organes sensoriels de ce type ont déjà été décrits sur la tarière de quelques Insectes. Les observations de SALT (1937) semblent prouver qu'il existe une sensation d'ordre chimique au niveau de la tarière. Cet auteur pense qu'un facteur non encore déterminé permet au *Trichogramma* de reconnaître les hôtes qui ont déjà été infestés antérieurement. LLOYD (1940) et VARLEY (1941) ont émis l'hypothèse que la tarière serait sensible à un stimulus provenant de l'hôte. DETHIER (1947) a démontré que certaines solutions alcalines ou acides déterminent chez *Nemeritis canescens* Grav. une réponse caractéristique de la tarière en érection.

(1) LICHTENSTEIN (J. L.) (1921) observe que, chez le Ptéromalide *Habrocytus cionocida* Licht., ce n'est pas une sensation olfactive qui déclenche le réflexe de la perforation et que l'odorat ne joue pas de rôle prédominant.

Le « facteur interne propre à l'hôte » (SALT, 1937), qui permet à *Philotrypesis* de distinguer entre un ovaire favorable à la ponte et un ovaire défavorable, est certainement d'ordre chimique. La sécrétion des glandes à venin injectée par le *Blastophaga* dans l'ovaire de *Ficus carica* L. stimule peut-être les sensilles (chimiorécepteurs) observées à l'extrémité des styles de *Philotrypesis caricæ* (L.). Chez ce dernier Insecte, l'émission de l'œuf serait donc déterminée par la présence du venin du *Blastophaga psenes* (L.) dans l'ovaire de la Caprifigue

4. — Fécondité.

La femelle de *Philotrypesis* pond plusieurs fois dans la même Figue ou dans des Figues différentes. Nous n'avons pas pu déterminer le nombre d'œufs émis, ni le nombre de pontes effectuées par une femelle. Si le nombre d'œufs contenus dans les ovaires pendant la période de pré-oviposition peut nous donner des indications sur la fécondité de l'espèce, nous pourrions estimer celle-ci à 54 œufs environ (1). Souvent le nombre d'individus ayant évolué dans un réceptacle est bien supérieur à 54 comme le montre le tableau suivant :

RÉCEPTACLES.	NOMBRE DE FEMELLES.	NOMBRE DE MALES.	TOTAUX.
1	69	30	99
2	61	48	109
3	63	37	100
4	69	41	110
5	45	37	82
6	79	27	106
7	91	57	148

Peut-être le nombre élevé de *Philotrypesis* constaté dans un même réceptacle s'explique-t-il par le fait que plusieurs femelles ont pondu dans la même Figue. En effet, dans la nature, nous avons observé jusqu'à 6 femelles occupées à pondre dans un même réceptacle.

5. — Superparasitisme.

D'après nos observations portant sur plusieurs centaines d'ovaires, il n'existe pas de superparasitisme chez *Philotrypesis caricæ* (L.) dans la nature. Par contre, dans les conditions de laboratoire, lorsque 5 à 10 individus pondent dans un même réceptacle, on peut constater des cas de superparasitisme : deux œufs de *Philotrypesis caricæ* (L.) peuvent alors être déposés à côté de l'œuf de *Blastophaga psenes* (L.). Nous ne savons pas si ces deux œufs proviennent de la même femelle, s'ils ont été pondus au cours d'une seule insertion de la tarière, ou s'ils résultent de deux insertions ou sont issus de deux femelles différentes. En général, un seul œuf est pondu à chaque intromission de la tarière.

(1) GRANDI (1921) a dénombré quelque 120 œufs dans les ovaires de *Philotrypesis caricæ* (L.).

CHAPITRE VII

CYCLE ANNUEL

Les cycles annuels de *Blastophaga psenes* (L.) (voir p. 210) et de *Philotrypesis caricæ* (L.) sont identiques (voir fig. 5).

1. — Génération printanière.

Les femelles de la génération hivernale pondent dans les réceptacles de la génération printanière de *Ficus*. La période d'incubation de l'œuf est d'environ dix jours. La larve nouveau-née (fig. 7, D, F) se nourrit de l'endosperme. Au bout d'une période d'environ dix-huit jours, elle mue et se transforme en larve du deuxième stade (fig. 8, A, B). La durée du deuxième stade larvaire est presque aussi longue que celle du premier stade larvaire.

La larve se nourrit abondamment. Vers la fin de la période larvaire, il ne reste presque plus de nourriture dans l'ovaire et la larve, repliée sur elle-même, occupe presque toute la cavité de l'ovaire de *Ficus*. Sur les côtés ventro-latéraux des troisième et quatrième segments larvaires, apparaissent deux proéminences arrondies ; le premier et le deuxième segments deviennent plus convexes et plus volumineux. Les quatrième et cinquième segments larvaires sont séparés par une constriction qui délimite le thorax et l'abdomen de l'imago. La larve cesse alors de se nourrir. Cette phase comprise entre le deuxième stade larvaire et le stade nymphal n'est autre qu'une prénymphe (fig. 9) (1).

La durée de la phase prénymphe est très brève : deux à trois jours. A la fin de cette période, la prénymphe subit une mue et se transforme en nymphe. La nymphe jeune (fig. 10, A, B) est humide et blanchâtre. Dans l'espace d'une semaine, la cuticule se développe et se pigmente. Les yeux et les ocelles se colorent les premiers (fig. 11, A, B). La nymphe âgée subit une mue avant de parvenir à l'état adulte.

L'éclosion des adultes de la génération printanière a lieu à Trémolat, Domme et Beynac, du début de la deuxième semaine de juillet jusqu'au milieu de la deuxième semaine d'août ; à Banyuls, du début de la première semaine de juillet jusqu'à la fin de la troisième semaine du même mois ; à Notre-Dame-de-Consolation, du milieu de la quatrième semaine de juillet jusqu'au milieu de la deuxième semaine d'août.

(1) La prénymphe sera décrite en détail dans la partie morphologique.

2. — Génération estivale.

a. **Génération estivale précoce.** — Les adultes de la génération printanière pondent dans les Figes jeunes de la génération estivale. Au début de la période d'éclosion à Banyuls, dans les derniers jours de juin, les Figes de la génération estivale étaient encore très petites, non encore en état d'héberger les œufs de *Blastophaga psenes* (L.) ni ceux de *Philotrypesis caricæ* (L.). C'est seulement vers le milieu de juillet, deux semaines plus tard, qu'une partie des réceptacles de la génération estivale étaient suffisamment développés pour héberger les œufs de *Philotrypesis* (voir p. 213). Par conséquent, la période d'oviposition de ce dernier Insecte était seulement une semaine, à partir de la deuxième semaine de juillet jusqu'à la fin de la troisième semaine du même mois. Les mêmes observations ont été faites à Notre-Dame-de-Consolation, à Domme, Beynac et Trémolat. On peut supposer que la plupart des femelles (longévité vingt à trente-cinq jours) apparues au début de la période d'éclosion vécurent assez longtemps pour pouvoir pondre dans les jeunes réceptacles estivaux.

A Banyuls, les adultes sortent des Figes précoces de la génération estivale vers la fin de la troisième semaine de septembre et les éclosions se poursuivent jusqu'à la fin de la deuxième semaine de novembre ; à Notre-Dame-de-Consolation, du début de la deuxième semaine de novembre jusqu'à la fin du même mois ; à Trémolat, Beynac et Domme, dès la deuxième semaine de septembre jusqu'à la fin de la première semaine de novembre. En raison du nombre réduit de réceptacles appartenant à cette génération précoce, et du fait qu'il existe peu de fleurs femelles dans ces réceptacles, la population de *Philotrypesis* compte alors peu d'individus.

b. **Génération estivale tardive.** — Les *Philotrypesis* qui sortent des réceptacles de la génération estivale précoce pondent dans les Figes tardives de la même génération. Ces Figes tardives restent petites, en état de croissance ralentie durant les mois de juillet et août. Au début de septembre, elles reprennent leur croissance et sont alors susceptibles d'héberger les œufs de *Philotrypesis*. La période pendant laquelle ces Figes sont en état de recevoir les œufs de l'Insecte est restreinte à deux semaines environ. Il est possible que les femelles de *Philotrypesis* écloses après cette période survivent jusqu'à l'apparition des Figes hivernales, car les Figes estivales tardives ne sont plus capables d'héberger leurs œufs.

Les prénymphe de la génération estivale tardive de *Philotrypesis* hivernent dans les Figes estivales tardives et se métamorphosent généralement au début du printemps. Mais, en 1956, très exceptionnellement, des prénymphe hivernantes se sont transformées en nymphes et en adultes dès la quatrième semaine de janvier. Des ovaires récoltés le 4 février et disséqués en laboratoire contenaient un grand nombre de *Philotrypesis* adultes morts de froid (1).

(1) Voir note 2, p. 215.

3. — Génération hivernale.

Les *Philotrypesis* éclos à Banyuls du début de la quatrième semaine d'octobre jusqu'au milieu de la première semaine de novembre pondent dans les Figues de la génération hivernale. A Trémolat et Domme, la ponte a lieu du début de la deuxième semaine d'octobre jusqu'à la fin de la première semaine de novembre ; à Notre-Dame-de-Consolation, du début de la deuxième semaine de novembre jusqu'à la fin de la troisième semaine du même mois. Les *Philotrypesis* de cette génération hivernent dans les Figues hivernales à l'état prénymphal et se métamorphosent au début du printemps.

4. — Conclusions.

1° La période d'éclosion des adultes de la génération estivale (précoce) est particulièrement longue ; les *Philotrypesis* qui éclosent au début de cette période pondent dans les Figues tardives estivales, ceux qui éclosent plus tard pondent dans les Figues hivernales.

2° Le *Philotrypesis caricæ* (L.) hiverne comme le *Blastophaga psenes* (L.) à l'état de prénympe. L'état prénymphal, qui, dans les générations printanière et estivale, est très éphémère, se prolonge par contre de trois à quatre mois dans les générations hivernales (c'est-à-dire tardive estivale et hivernale proprement dite).

3° Dans le Midi de la France, il existe chez *Philotrypesis caricæ* (L.), comme chez *Blastophaga psenes* (L.), quatre générations d'œufs et quatre générations de stades post-embryonnaires, dont les prénymphes des troisième et quatrième générations hivernent et se métamorphosent généralement ensemble (1) au début du printemps. Il en résulte qu'il y a seulement *trois générations d'adultes* dans la nature. Les développements post-embryonnaires des générations printanière, estivale (précoce) et hivernale (estivale tardive et hivernale) durent environ deux mois et demi, deux mois et sept mois respectivement.

(1) Voir p. 215, observation 2.

**C. — RELATIONS BIOLOGIQUES ENTRE *PHILOTRYPESIS*
CARICÆ (L.) ET *BLASTOPHAGA PSENES* (L.)**

CHAPITRE VIII

HISTORIQUE. OBSERVATIONS PERSONNELLES

1. — Historique.

Les relations biologiques entre *Philotrypesis caricæ* (L.) et *Blastophaga psenes* (L.) ont, dès le XVIII^e siècle, attiré l'attention des auteurs qui se sont occupés de la caprification. Nous trouvons notamment quelques vagues références concernant ce problème dans les travaux de RIVILLE (1755), CAVOLINI (1782), MAYER (1882), MAYR (1885), RAVASINI (1911), LICHTENSTEIN (1919), TRABUT (1923) et HAGEN (1929). Les uns pensent que *Philotrypesis caricæ* (L.) est un parasite de *Blastophaga psenes* (L.), les autres suggèrent que le premier de ces Insectes serait un inquilin vivant dans les Figues et se nourrissant des ovaires comme le *Blastophaga psenes* (L.). Toutefois, aucun de ces auteurs ne base ses hypothèses sur des observations objectives.

GRANDI (1921 à 1955), auteur d'importants travaux sur la biologie et la morphologie de *Blastophaga psenes* (L.), était de ceux qui admettaient le parasitisme de *Philotrypesis caricæ* (L.) aux dépens de *Blastophaga psenes* (L.). A son avis, la larve de *Philotrypesis* détruirait (sans toutefois les dévorer) l'œuf ou la larve nouveau-née du *Blastophaga psenes* (L.). Le *Philotrypesis* serait phytophage (à l'état larvaire) et se nourrirait alors des provisions que le *Blastophaga* a « préparées » pour sa propre larve (clepto-parasitisme). GRANDI ajoute que le facteur déterminant la division du sac embryonnaire et le développement parthénogénétique de l'endosperme serait la sécrétion des glandes à venin de *Blastophaga psenes* (L.) plutôt que son œuf (1). Le *Philotrypesis caricæ* (L.), par contre, serait incapable de provoquer le développement parthénogénétique de l'endosperme en raison de l'atrophie de ses glandes à venin. Il en résulte, toujours d'après GRANDI, que *Philotrypesis caricæ* (L.) serait obligé de pondre dans l'ovaire où *Blastophaga psenes* (L.) a déjà pondu et injecté son venin.

(1) Cf. LONGO, 1909.

GRANDI (1930) base ses hypothèses sur les observations suivantes : la femelle de *Philotrypesis caricæ* (L.) vit, en laboratoire, quinze à vingt-cinq jours, donc plus longtemps que celle de *Blastophaga psenes* (L.), chez qui la longévité est de quatre à huit jours (dans les mêmes conditions). Si l'on isole sur l'arbre des réceptacles de Caprifiguiier contenant exclusivement des femelles de *Philotrypesis caricæ* (L.), tous ces réceptacles tombent en l'espace de quelques jours. Par contre, des réceptacles contenant des femelles de *Blastophaga psenes* (L.) ou simultanément de *Blastophaga psenes* (L.) et de *Philotrypesis caricæ* (L.) se développent normalement. Alors qu'on trouve sans peine des réceptacles hébergeant uniquement des *Blastophaga*, personne n'a encore trouvé de réceptacles contenant exclusivement des *Philotrypesis*. GRANDI a aussi remarqué que « l'appareil venimeux de *Philotrypesis caricæ* (L.), au lieu de présenter une glande acide très longue, pourvue d'un réservoir énorme, et une glande alcaline bien développée comme chez *Blastophaga psenes* (L.), est atrophié ». En effet, chez *Philotrypesis caricæ* (L.), « la glande acide est de taille médiocre et la glande alcaline à peine visible à un fort grossissement ».

Les hypothèses de GRANDI concernant les relations biologiques entre *Philotrypesis caricæ* (L.) et *Blastophaga psenes* (L.) se sont fondées exclusivement sur l'observation des adultes et non sur l'étude des stades larvaires. GRANDI le reconnaît d'ailleurs en ces termes : « Io non intendo, per ora, di irrigidirmi, poco obbiettivamente, su una posizione; ma ho scarsa tendenza a credere che le *Philotrypesis* possono evolversi indipendentemente dagli *Agaonini*, nei fiori dei Caprifichi. Le esperienze future si incaricheranno id illuminarci in proposito » (1930). Il ajoute en 1955 : « Non si sa se le *Philotrypesis* et gli altri generi affini, siano parassiti degli *Agaonini*, ovvero semplici loro coinquilini, o sinoici che dir si vogliano, se saino cioè, da larve, carnivori o fitofagi. »

2. — Observations personnelles.

Dans le chapitre consacré à l'oviposition (p. 223), nous avons signalé que la femelle de *Philotrypesis caricæ* (L.) pond exclusivement dans les jeunes ovaires de Caprifiguiers où le *Blastophaga psenes* (L.) a déjà déposé son œuf et injecté son venin. La ponte du *Philotrypesis* est effectuée à l'aide d'une longue tarière pourvue d'organes chimiorécepteurs qui renseignent l'Insecte sur le contenu de l'ovaire. En effet, la présence, dans l'ovaire, de venin du *Blastophaga* (plutôt que son œuf) détermine la ponte (K. J. JOSEPH, 1956 a). D'autre part, *Philotrypesis caricæ* (L.) est phytophage à l'état larvaire. Sa larve dévore l'endosperme de *Ficus carica* L. Parvenue à son deuxième stade, elle fait périr la larve (également au deuxième stade) de *Blastophaga psenes* (L.) (K. J. JOSEPH, 1955, 1957).

Philotrypesis caricæ (L.) est donc un parasite de *Blastophaga psenes* (L.). Ce cas remarquable de parasitisme sera étudié en détail dans le chapitre IX.

CHAPITRE IX

**LE PARASITISME DE *PHILOTRYPESIS CARICÆ* (L.)
ET L'INFLUENCE DE LA VIE PARASITAIRE
SUR LE PARASITE**

1. — Le parasitisme de *Philotrypesis caricæ* (L.).

Au début de leur cycle, les larves de *Blastophaga psenes* (L.) et de *Philotrypesis caricæ* (L.) se nourrissent, sans se gêner réciproquement, de l'endosperme de l'ovaire de *Ficus* destiné à nourrir uniquement la larve de *Blastophaga psenes* (L.). Mais, quand les deux larves sont parvenues au deuxième stade et quand la réserve de nourriture diminue dans l'ovaire, on constate une vive compétition entre les deux larves pour s'en emparer. Nos observations nous conduisent à admettre que, dans cette compétition, la larve de *Philotrypesis*, pourvue de pièces buccales et de sensilles mieux développées que celles de *Blastophaga*, l'emporte sur cette dernière, car elle se nourrit plus activement. La larve de *Blastophaga psenes* (L.) semble mourir de faim. Toutefois, nous ne pouvons pas exclure l'hypothèse qu'elle serait tuée par une sécrétion toxique produite par le *Philotrypesis*. L'examen de plusieurs centaines d'ovaires nous a montré que la larve de *Philotrypesis* a déjà vaincu son adversaire lorsqu'elle parvient à son deuxième stade. A ce moment, la larve de *Blastophaga*, à moitié décomposée, est réduite à sa cuticule, au système trachéen et aux pièces buccales. On se trouve donc en présence d'un cas évident de *cleptoparasitisme*, phénomène qui n'est pas rare chez les Hyménoptères parasites (1).

Le *Philotrypesis caricæ* (L.) n'est pas capable de provoquer lui-même le développement parthénogénétique de l'endosperme de *Ficus*. Il est donc obligé de déposer son œuf dans un ovaire où la femelle de *Blastophaga psenes* (L.) a déjà déposé le sien et injecté un peu de venin, agent probable

(1) Par exemple, le *Pompilus pectinipes* cherche exclusivement les Araignées déjà paralysées et enfouies par *Episyron rufipes*, et il substitue son œuf à celui de l'*Episyron*. La petite Tachinaire *Hilarella stictica* profite d'une absence de l'Ammophile pour pénétrer dans le terrier et pondre, sur la chenille paralysée, deux ou trois œufs à côté de celui du légitime occupant. A peine éclos, les asticots s'attaquent à l'œuf de l'Ammophile et, après l'avoir vidé, mangent la chenille. Les Abeilles du genre *Sphecodes* s'emparent du nid d'*Halictus*, détruisent les œufs qu'il contient et y pondent. Leurs larves se nourrissent des provisions, miel et pollen, réunis par l'*Halictus*. De même, les *Apidae* du genre *Psithyrus* habitent en parasites les nids de Bourdons, après avoir généralement tué la femelle féconde, les larves et les œufs de leurs hôtes. Le *Stelis minuta* dépose un œuf dans la cellule encore inachevée de l'*Osmia leucomelæna*. Les deux larves mangent d'abord séparément et se tolèrent, mais, plus tard, la larve de *Stelis* tue celle de l'*Osmia* et s'en repaît. Ainsi, c'est par le vol que maint Insecte procure à sa descendance un gîte et une nourriture destinés à une autre espèce.

La larve de *Philotrypesis caricæ* (L.) tue la larve de *Blastophaga psenes* (L.), mais ne la consomme pas. La destruction de cette dernière, d'après nos observations, est effectuée *indirectement*.

du développement parthénogénétique de l'endosperme. En déposant son œuf dans l'ovaire de *Ficus* « préparé » par *Blastophaga* pour son propre descendant, *Philotrypesis* assure à sa larve une nourriture suffisante et toutes les autres conditions nécessaires à son développement post-embryonnaire.

2. — Influence de la vie parasitaire sur le parasite.

a. **Anatomie.** — On peut supposer qu'avant de devenir cleptoparasite le *Philotrypesis caricæ* (L.) pouvait se développer indépendamment du *Blastophaga psenes* (L.). Peut-être avait-il alors des glandes à venin bien développées, dont la sécrétion avait la propriété de provoquer le développement parthénogénétique de l'endosperme de *Ficus carica* L. Ayant ensuite « trouvé » dans l'ovaire de *Ficus carica* L. « préparé » par *Blastophaga* un milieu éminemment favorable au développement de sa larve, *Philotrypesis* aurait perdu ses propriétés cécidogènes. Ses glandes à venin seraient alors devenues inutiles et se seraient atrophiées.

b. **Nanisme et variations de la taille.** — Le nanisme des adultes et les différences de taille considérables qui s'observent chez les mâles (parfois aussi chez les femelles) pourraient aussi être une conséquence de cleptoparasitisme (voir fig. 3). GRANDI (1930), qui les a signalées le premier, désigne ces différences de taille sous le nom de « variations et polymorphisme unisexe ». D'autres cas semblables ont été constatés depuis, dans des genres voisins (K. J. JOSEPH, 1954, 1956 b).

Plusieurs auteurs ont démontré que la taille des Insectes parasites est étroitement influencée par la taille de leurs hôtes. Ainsi l'hôte peut déterminer chez son parasite la taille, les proportions des différentes parties du corps, la présence ou l'absence des ailes, la durée du cycle, la fécondité et la « vigueur » (SALT, 1941).

Chez *Philotrypesis caricæ* (L.) et *Blastophaga psenes* (L.), le développement simultané de deux larves (jusqu'à leur deuxième stade) dans le même ovaire laisse à la disposition de la larve cleptoparasite une quantité de nourriture insuffisante. Cette quantité peut varier d'un ovaire à l'autre selon la durée de vie de la larve de *Blastophaga*. Il en résulte que les larves de *Philotrypesis* parvenues à maturité sont de taille très variable. Or la taille de l'adulte dépend directement de celle de la larve, elle-même déterminée (d'après GROSCH, 1948) par la taille des cellules du corps. Telle serait l'origine des variations et du polymorphisme unisexe (formes « epimegetic, eumegetic et ipomegetic » de GRANDI) des mâles de *Philotrypesis caricæ* (L.).

Toutefois, lorsque la quantité de nourriture est trop faible, le nombre des adultes nains n'est pas aussi grand qu'on pouvait le prévoir, car la mortalité de ceux-ci, pendant la nymphose, est importante. D'autre part, quelques auteurs ont démontré l'existence, chez les Hyménoptères para-

sites, d'une mortalité différentielle des sexes à la suite de jeûnes partiels. Chez *Habrobracon brevicornis* Wesm., GENIEYS (1925) admet que la réduction de taille (nanisme) consécutive au jeûne est moins défavorable au sexe mâle qu'au sexe femelle. GROSCH (1948) indique que c'est l'haploïdie, et non pas la masculinité, qui permet aux animaux de mieux survivre dans des conditions de jeûne larvaire partiel. Parmi les individus nains, on trouvera donc un plus grand nombre de mâles haploïdes que de femelles diploïdes. C'est peut-être la raison pour laquelle le nanisme est rare chez les femelles de *Philotrypesis caricæ* (L.) (et autres genres voisins), alors qu'il se rencontre très souvent chez les mâles. Les femelles ayant souffert d'un manque de nourriture seraient donc éliminées, tandis que les mâles survivent sous formes d'individus nains. Il en résulte également que le sex-ratio est modifié dans le sens d'une augmentation des mâles par rapport aux femelles.

TROISIÈME PARTIE

MORPHOLOGIE, ANATOMIE, HISTOLOGIE

Introduction. — La morphologie de *Philotrypesis caricæ* (L.) a déjà été étudiée en détail par GRANDI en 1921, de sorte qu'il nous paraît inutile d'y revenir ici. Nous consacrerons plutôt la fin du présent travail à l'étude de l'œuf et des stades larvaires chez *Philotrypesis caricæ* (L.). Puis nous exposerons quelques observations concernant l'anatomie et l'histologie de la larve parvenue à maturité. Enfin, nous étudierons l'anatomie de l'adulte et l'histologie de quelques-uns de ses organes.

CHAPITRE X

ŒUF ET STADES POST-EMBRYONNAIRES DE *PHILOTRYPESIS CARICÆ* (L.)

1. — Œuf.

Dans l'ovaire, l'œuf (1) est subovoïde, un peu allongé et pourvu d'un pédoncule très long à son extrémité antérieure (fig. 7, A). Ce pédoncule, qui n'est autre que l'ovariole, atteint trente fois la longueur de l'œuf. L'extrémité antérieure de ce pédoncule, où se trouve le micropyle, est légèrement dilatée et arrondie. A son extrémité postérieure, l'œuf porte un processus vermiforme. Les dimensions de ces diverses pièces (en solution physiologique) sont les suivantes :

Longueur du pédoncule.....	2 625 μ
Largeur	10,5 μ
Longueur du corps de l'œuf	84 μ
Largeur	42 μ
Longueur du processus vermiforme	42 μ
Largeur	2 μ

Lorsqu'il est pondu dans la Figue, l'œuf augmente de volume. Le processus vermiforme, qui était très long dans l'ovaire de la femelle, est réduit

(1) Cf. GRANDI (1921).

après la ponte, à un très petit tubercule (fig. 7, B). Le corps de l'œuf devient ellipsoïde et s'accroît au point d'atteindre $115\ \mu$ de longueur sur $63\ \mu$ de largeur. Il est blanchâtre, le chorion dépourvu de sculpture. Dans l'œuf

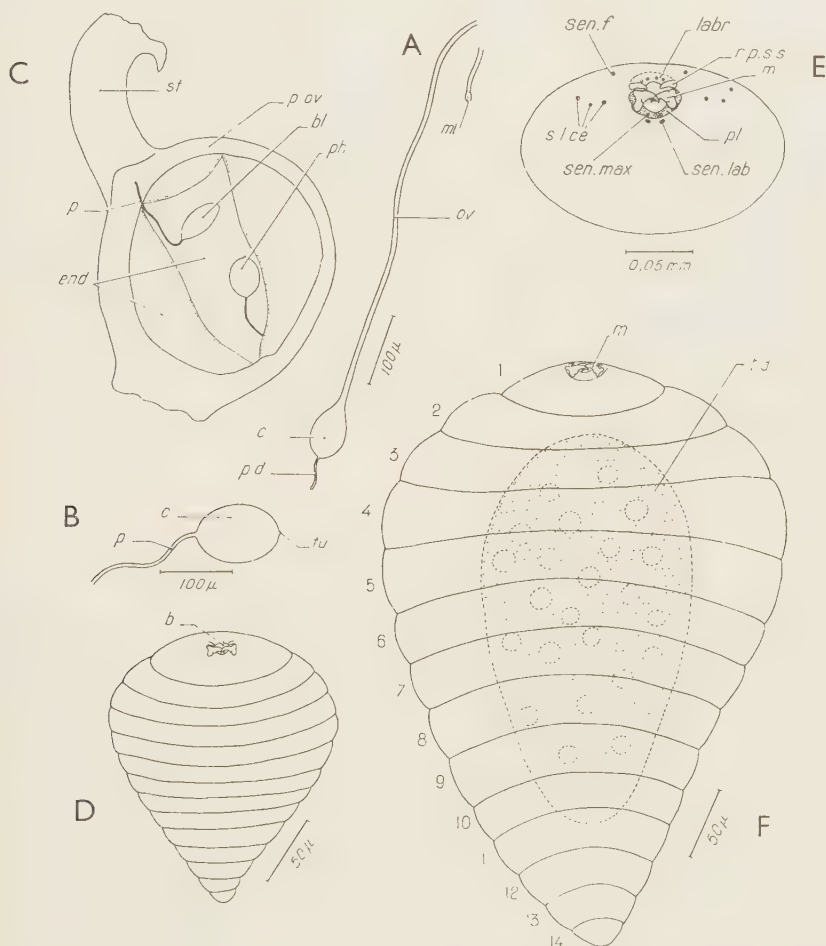


Fig. 7. — *Philotrypesis caricæ* (L.). A, œuf retiré de l'ovaire ; B, œuf pondu ; C, position finale de l'œuf après la ponte ; D, larve nouveau-née (premier stade) ; E, pièces buccales de la larve du premier stade ; F, larve du premier stade plus âgée.

b, ouverture buccale ; *bl*, œuf de *Blastophaga psenes* (L.) ; *c*, corps de l'œuf ; *end*, endosperme ; *labr*, labre ; *m*, mandibule ; *mi*, micropyle ; *ov*, ovaire ; *p*, pédoncule ; *p.d*, processus digiti-forme ; *ph*, œuf de *Philotrypesis caricæ* (L.) ; *p. ov*, paroi ovarienne ; *pl*, plaque latéro-ventrale ; *r. p.s.s*, ramus pleuro-stomal supérieur ; *s. l. ce*, sensilles latérales céphaliques ; *sen. f*, sensilles frontales ; *sen. lab*, sensilles labiales ; *sen. max*, sensilles maxillaires ; *st*, styles ; *t. d*, tube digestif ; *tu*, tubercule ; 1-14, segments larvaires.

pondu, le pédoncule devient très mince et grêle. Il semble que son contenu soit absorbé par l'œuf. Le processus vermiforme subit apparemment le même sort.

2. — Larve du premier stade.

La larve du premier stade a la forme d'une toupie (fig. 7, D, F) ; elle compte quatorze segments (tête comprise). Elle est blanchâtre translucide. Son tégument est glabre et lisse. Les pièces buccales sont représentées sur la figure 7, E. La *labre* porte quatre petits sensilles. Un appendice sclérifié pair, situé de chaque côté du labre, représente probablement le *ramus pleuro-stomal supérieur*. Le bord latéro-ventral de l'ouverture buccale est limité de chaque côté par une plaque sclérifiée. Ces plaques en question servent d'articulation aux mandibules. Ces dernières sont fortement chitinisées, subtriangulaires. Les *maxilles* ne sont encore représentées que par une paire de sensilles. Deux sensilles également indiquent l'emplacement où apparaîtra le labium. Par ailleurs, la tête (premier segment) porte une paire de sensilles frontales médianes, et trois paires de sensilles latérales.

Le tube digestif, vu par transparence, est un sac volumineux qui s'étend du deuxième au onzième segment (fig. 7, F).

On n'observe ni spiracles ni trachée sur le corps de cette larve du premier stade.

3. — Larve du deuxième stade.

Comme celle du premier stade, la larve du deuxième stade compte quatorze segments, tête comprise (fig. 8, A, B). Elle est également blanchâtre translucide. Son tégument est glabre et lisse. Repliée sur elle-même, elle occupe presque toute la cavité de l'ovaire de *Ficus carica* L.

La tête (premier segment) est pourvue de pièces buccales beaucoup plus développées que chez la larve du premier stade (fig. 12, A). On observe une *crête épistomale* fortement chitinisée. Le *pleurostoma*, l'*hypostoma* et le *sclérome maxillaire* sont faiblement développés. Le *labre* est grand et porte trois paires de sensilles. Les *mandibules* sont massives, subtriangulaires, unidentées. Elles sont fortement chitinisées aux deux extrémités. La région apicale est plus acuminée que chez le *Blastophaga psenes* (L.). Les maxilles et labium sont représentés par deux paires de structures lamelliformes. Chaque maxille porte une paire de sensilles, le labium trois paires. D'autre part, une paire de sensilles frontales médianes et trois paires de sensilles latérales sont visibles sur la tête de cette larve.

4. — La prénymphe.

La prénymphe est blanchâtre, environ deux fois plus longue que large. Elle occupe toute la cavité de l'ovaire où elle est repliée sur elle-même.

La prénymphe diffère de la larve du deuxième stade par la convexité prononcée du premier segment (tête) et du deuxième : de plus, on voit

apparaître une paire de proéminences rondes sur les côtés ventro-latéraux des troisième et quatrième segments (fig. 9). Enfin, une constriction se

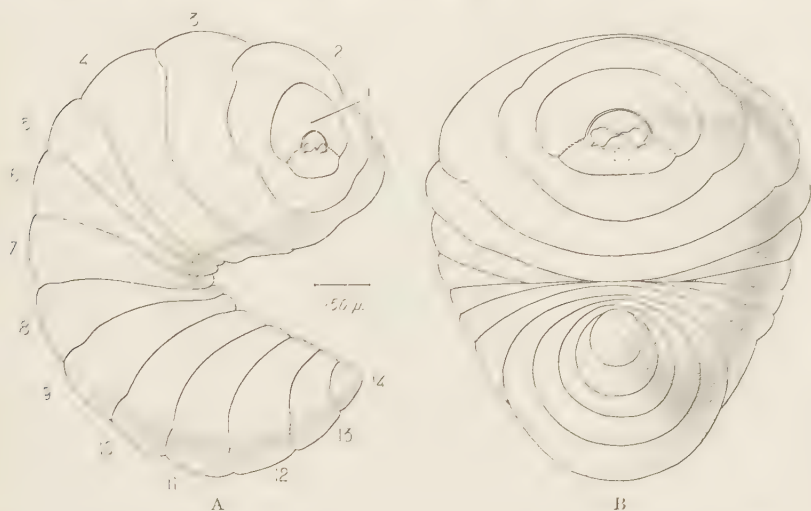


Fig. 8. — *Philotrypesis caricæ* (L.), larve du deuxième stade : A, vue de trois quarts ; B, vue ventrale ; 1-14, segments larvaires.

dessine entre les quatrième et cinquième segments, délimitant le thorax et l'abdomen de l'imago. Chez les prénymphe fixées au Bouin alcoolique et observées sous loupe bino-culaire, on distingue, sous le tégument larvaire, les ébauches des organes externes de l'imago (pièces buccales, pattes, ailes, etc.). Les ébauches des pièces buccales et des antennes se trouvent à la face ventrale du premier segment (tête), les ébauches des trois paires de pattes à la face ventro-latérale des deuxième, troisième et quatrième segments. Chez la prénymphe femelle, les ébauches des ailes apparaissent dans la région dorso-latérale des troisième et quatrième segments. Les deux paires de proéminences latéro-ventrales, arrondies, des troisième et quatrième segments sont plus prononcées chez la femelle que chez le mâle. Elles contiennent les ébauches des pattes et des ailes. En

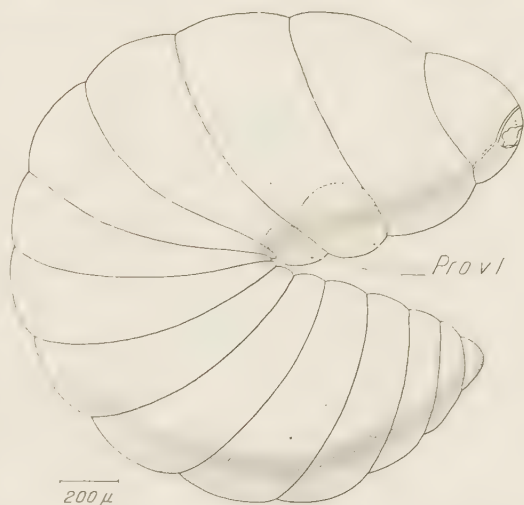


Fig. 9. — *Philotrypesis caricæ* (L.), prénymphe, vue latérale : Pro. v. l., proéminences ventro-latérales.

se développant, ces organes repoussent vers l'extérieur le tégument des proéminences latéro-ventrales. Chez la prénympe femelle, on observe une

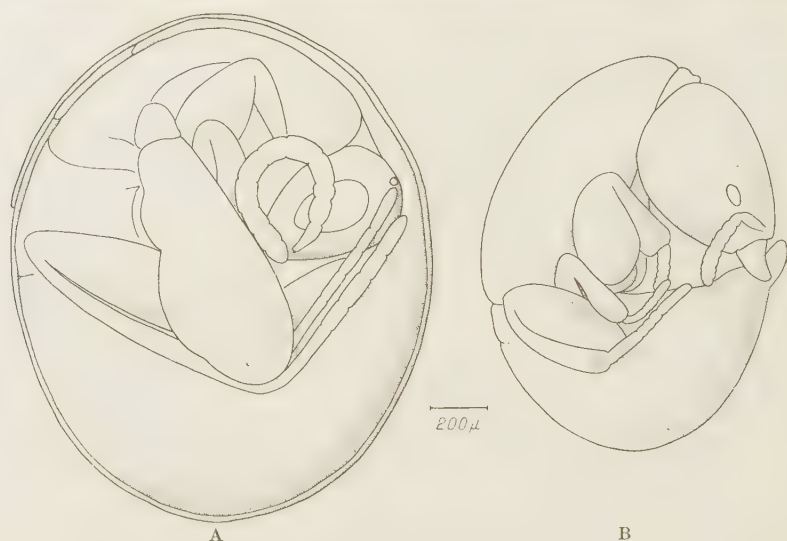


Fig. 10. — *Philotrypesis caricæ* (L.), nymphes jeunes (blanches) : A, femelle ; B, mâle.

paire d'ébauches sur la face ventrale des douzième et treizième segments. Les ébauches du douzième segment sont à l'origine des deux styles (stylets)

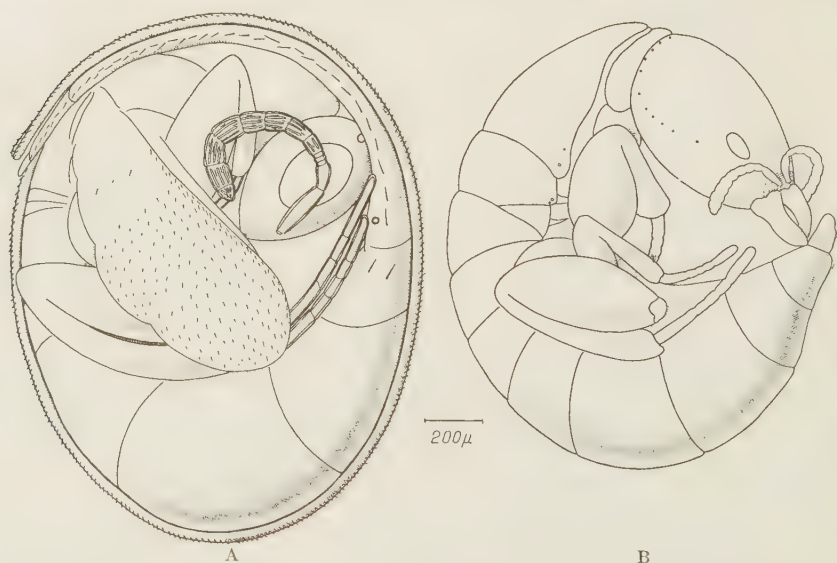


Fig. 11. — *Philotrypesis caricæ* (L.), nymphes âgées (colorées) : A, femelle ; B, mâle.

de la tarière. De leur côté, les deux ébauches du treizième segment se divisent longitudinalement. Les deux pièces internes qui résultent de cette

division constitueront les deux valves de la tarière. Chez la prénymphe mâle, une paire d'ébauches ventrales du treizième segment est à l'origine de l'armature génitale.

5. — La nymphe.

Une mue sépare la phase prénymphe du stade nymphal. Immédiatement après cette mue, la nymphe apparaît blanchâtre et humide (fig. 10, A, B).

Chez la femelle les yeux et les ocelles sont les premiers à se pigmenter. Les ébauches des ailes antérieures et postérieures recouvrent la base des pattes médianes et postérieures. La segmentation de l'abdomen est encore indistincte. La portion de l'abdomen représentant les huitième et neuvième segments est très allongée et repliée sur la partie dorsale de la tête et du thorax. La tarière et les valves sont enroulées longitudinalement autour du corps replié sur lui-même.

En l'espace de quelques jours, la nymphe se colore, et les diverses régions thoraciques se délimitent (fig. 11, A, B). Les antennes développent leur sensoria. Une dernière mue sépare le stade nymphal du stade imaginal.

CHAPITRE XI

ANATOMIE ET HISTOLOGIE DE LA LARVE DU DEUXIÈME STADE

1. — Tube digestif.

L'*œsophage* traverse le premier segment et s'ouvre dans l'*intestin moyen*. A son extrémité distale, l'épithélium œsophagien est très épais et forme une sorte de *valve* entre l'œsophage et l'intestin moyen (fig. 13, A). Ce dernier occupe une grande partie de la cavité interne du corps de la larve : il s'étend du deuxième au onzième segment. Fermé à son extrémité postérieure, il ne communique pas avec l'*intestin postérieur*.

Sur une *coupe histologique*, l'épithélium de l'intestin moyen se présente épais et pourvu d'un cytoplasme fortement vacuolé, les cloisons cellulaires faisant défaut (fig. 13, A). Les noyaux des cellules épithéliales sont allongés, irrégulièrement contournés.

L'intestin postérieur présente une dilatation rectale. Il s'ouvre à l'extrémité du quatorzième segment.

2. — Système respiratoire.

Le système trachéen larvaire est complètement fermé (apneustique)

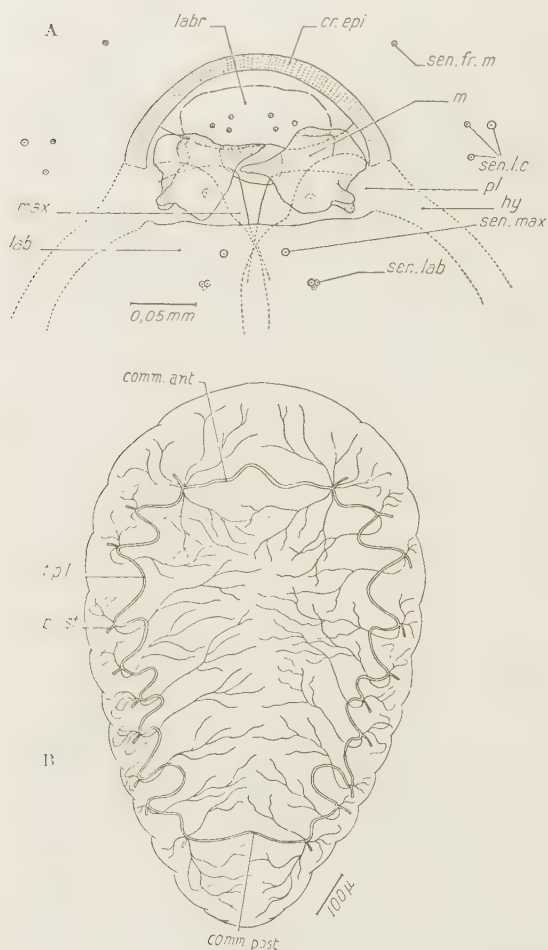


Fig. 12. — *Philotrypesis caricæ* (L.), larve du deuxième stade.

A, pièces buccales ; B, appareil respiratoire ; *comm. ant.*, commissure transversale antérieure ; *comm. post.*, commissure transversale postérieure ; *br. st.*, branche stigmatique ; *cr. épi.*, crête épistomale ; *hy.*, hypostoma ; *lab.*, labium ; *sen. fr. m.*, sensilles fronto-médianes ; *sen. l. c.*, sensilles latéro-céphaliques ; *sen. lab.*, sensilles labiales ; *sen. max.*, sensilles maxillaires ; *t. p. l.*, tronc principal latéral.

et ressemble à celui de *Blasatophaga psenes* (L.), qui a été décrit par GRANDI en 1920. Il est constitué de deux troncs principaux sinueux qui longent les flancs de la larve. Ces deux troncs communiquent, à leur extrémité antérieure dans le deuxième segment et à leur extrémité postérieure au niveau du onzième, par une *commissure transversale* (fig. 12, B). A partir du deuxième segment, dix paires de *branches secondaires* dorso-latérales partent des troncs principaux. Ces branches secondaires sont des trachées stigmatiques fermées à leur extrémité, les stigmates faisant défaut. Dans chaque segment, on observe une paire de trachées ventrales et une paire dorsales partant de la base des branches secondaires stigmatiques. Ces trachées dorsales et ventrales se divisent en un grand nombre de trachéoles qui se ramifient dans tout le corps. Le système trachéen étant clos, la respiration s'effectue vraisemblablement à travers le tégument et la paroi des trachéoles.

3. — Système reproducteur.

Chez la larve mâle, les *testicules*, allongés et ovales, sont situés de part et d'autre de l'intestin postérieur au niveau des segments XI et XII. Ces organes contiennent un

grand nombre de spermatides groupés en rosettes. De l'extrémité ventrale de chaque testicule part un *canal génital* dont la cavité interne n'est pas encore différenciée. Il se dirige ventralement vers l'ébauche de l'armature génitale située dans le treizième segment.

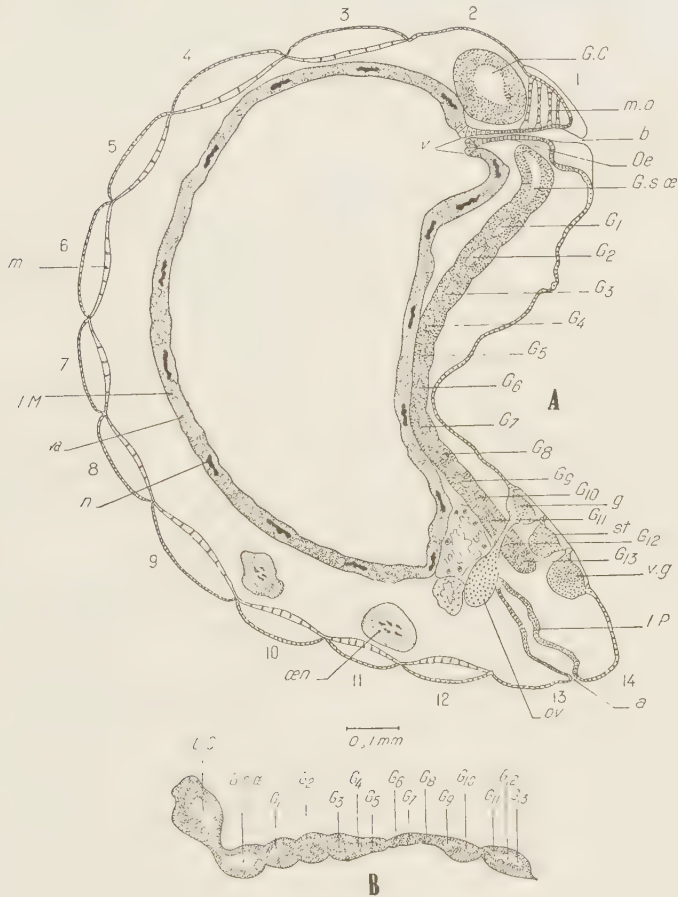


Fig. 13. — *Philotrypesis caricæ* (L.). A, coupe sagittale de la larve femelle au deuxième stade ; B, système nerveux d'une prénymphée femelle.

a., anus ; b., cavité buccale ; g., ébauche génitale ; G. C., ganglion cérébroïde ; G. s. æ., ganglion sous-œsophagien ; G₁-G₁₃, ganglions 1-13 de la chaîne nerveuse ventrale ; I. M., intestin moyen ; I. P., intestin postérieur ; m., muscles longitudinaux dorsaux ; m. o., muscles œsophagien ; Oe., œsophage ; æn., æncyte ; ov., ovaire ; n., noyau ; st., ébauche des stylets ; v., valve œsophagienne ; va., vacuole ; v. g., ébauche des valves et du gorgeret ; 1-14, segments larvaires.

Chez la larve femelle, les *ovaires* sont constitués de deux masses de cellules arrondies, situées dans le onzième segment, de chaque côté de l'intestin postérieur (fig. 13, A). Le noyau des cellules ovariennes est grand. Un *canal génital* à cavité interne non déterminée part de l'extrémité de chaque ovaire. Ces canaux sont reliés aux ébauches des organes génitaux situées dans le onzième segment.

4. — Système nerveux.

Le système nerveux central de la larve se compose d'un *ganglion supra-œsophagien*, d'un *ganglion sous-œsophagien* et d'une *chaîne ventrale* de treize ganglions dont trois thoraciques et dix abdominaux (fig. 13, A). La chaîne nerveuse ganglionnaire paraît simple en raison du rapprochement des ganglions et des connectifs qui sont presque fusionnés transversalement sur la ligne médiane. La chaîne nerveuse se termine dans la partie antérieure du treizième segment.

Au cours de la métamorphose, des changements remarquables — fusion de divers ganglions — se produisent dans la chaîne nerveuse. Chez la prénympe, les ganglions thoraciques sont bien distincts les uns des autres ; les quatrième et cinquième ganglions sont rapprochés du troisième ; ceux qui suivent (ganglions 6 à 10) forment une masse allongée ; enfin, les trois derniers (11 à 13) sont fusionnés (fig. 13, B).

De l'étude comparée des systèmes nerveux larvaire, prénymphal et imaginal, il ressort que :

1° Les premier et deuxième ganglions thoraciques imaginaires sont dérivés respectivement des premier et deuxième ganglions larvaires ;

2° Le troisième ganglion thoracique imaginal résulte de la fusion des troisième, quatrième et cinquième ganglions larvaires ;

3° Chez la femelle adulte, le ganglion abdominal, divisé en deux parties par une constriction médiane, est formé par fusion de deux masses ganglionnaires : l'antérieure comprend les ganglions 6 à 10, la masse postérieure les ganglions 11 à 13 (fig. 18, A) ;

4° Chez le mâle, la fusion des éléments de la chaîne nerveuse est encore plus accentuée que chez la femelle. Le deuxième ganglion thoracique, très gros, est étranglé par une constriction transversale. La partie antérieure représente le deuxième ganglion ; la partie postérieure, plus grande, les ganglions 3 à 5. L'unique ganglion abdominal résulte de la fusion complète des huit ganglions larvaires, 6 à 13 (fig. 18, B).

CHAPITRE XII

ANATOMIE ET HISTOLOGIE DE L'ADULTE

1. — Tube digestif.

a. **Femelle.** — La cavité buccale communique avec l'*œsophage* par un étroit *pharynx* (fig. 14). L'œsophage traverse le pétiole, puis se dilate en *jabot*. Cet organe, où s'accumulent les aliments liquides, est plus ou moins dilaté suivant la quantité de nourriture qu'il contient. Dans le quatrième

segment abdominal, le jabot s'ouvre dans le *gésier* ou proventricule, organe étroit, assez peu développé. Le proventricule débouche dans l'*intestin moyen* par trois valvules cardiales. L'intestin moyen est un organe volumineux en forme de sac situé dans les quatrième et cinquième segments abdominaux.

Histologiquement, la paroi de l'intestin moyen est composée d'une mince couche de *fibres musculaires*, d'une *membrane basilaire* et d'un *épithélium* formé de grosses cellules hexagonales, pourvue chacune d'un noyau sphérique ou ovoïde, et d'un cytoplasme granulaire, richement vacuolé. En outre, on observe dans l'intestin moyen une *membrane péritrophique* constituée de filaments perpendiculaires à l'épithélium (fig. 20, A).

Douze *tubes de Malpighi* débouchent entre l'intestin moyen et l'*intestin postérieur*. Ce dernier, localisé dans le sixième segment abdominal, est environ deux fois et demie plus large que l'œsophage. Il communique avec le *rectum* par une *vésicule rectale* ou *ampoule rectale* pourvue de deux replis internes, ou *glandes rectales* (fig. 20, B, g. r.).

La paroi de la vésicule rectale est constituée d'une couche de *fibres musculaires*, plus épaisse que celle de l'intestin moyen, d'une *membrane basilaire*, d'un *épithélium syncytial* plissé longitudinalement, pourvu de noyaux ovoïdes et d'une *intima chitineuse* mince, revêtant la cavité interne (fig. 20, B).

Chaque glande rectale est composée de grosses cellules qui, sur une coupe transversale (fig. 20, B), paraissent triangulaires et disposées en portions rayonnantes. Ces cellules possèdent un cytoplasme granuleux et un gros noyau fusiforme ou ovale, pourvu de quatre à huit nucléoles. Chaque glande rectale est recouverte par l'*intima* et repose sur un *épithélium syncytial* contenant des noyaux allongés et des trachées.

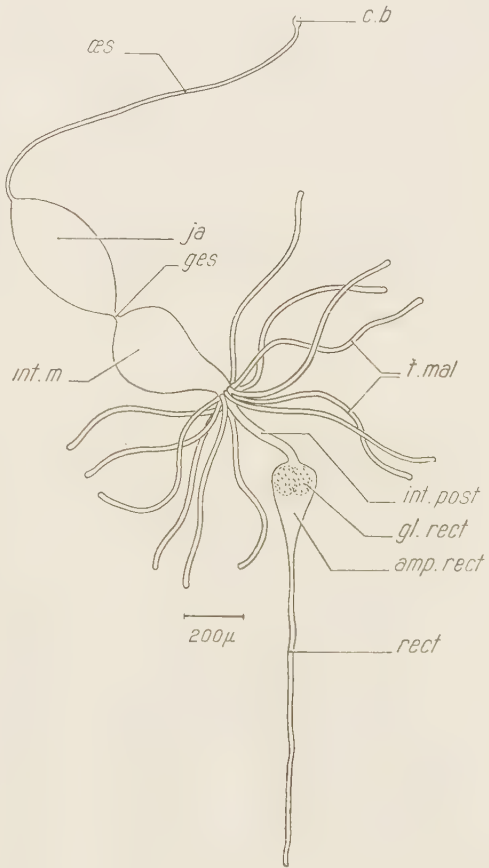


Fig. 14. — *Philotrypesis caricæ* (L.), tube digestif, femelle.

amp. rect., ampoule rectale ; *c. b.*, cavité buccale ; *gl. rect.*, glande rectale ; *ges.*, gésier ; *int. m.*, intestin moyen ; *int. post.*, intestin postérieur ; *ja.*, jabot ; *œs.*, œsophage ; *rect.*, rectum ; *t. mal.*, tubes de Malpighi.

Enfin, le *rectum* est un tube grêle qui traverse les huitième et neuvième segments abdominaux considérablement allongés. Il s'ouvre à l'extérieur à la base de la tarière, dans la région postéro-dorsale du neuvième segment abdominal.

b. *Mâle*. — Chez le mâle, nous retrouverons les mêmes organes légèrement modifiés. Seules les différences suivantes méritent d'être relevées : le jabot est toujours moins grand que chez la femelle, la vésicule rectale du tube digestif est moins longue.

2. — Appareil respiratoire.

L'appareil respiratoire communique avec l'extérieur par trois paires de stigmates comme chez le *Blastophaga psenes* (L.) (Cf. GRANDI, 1921).

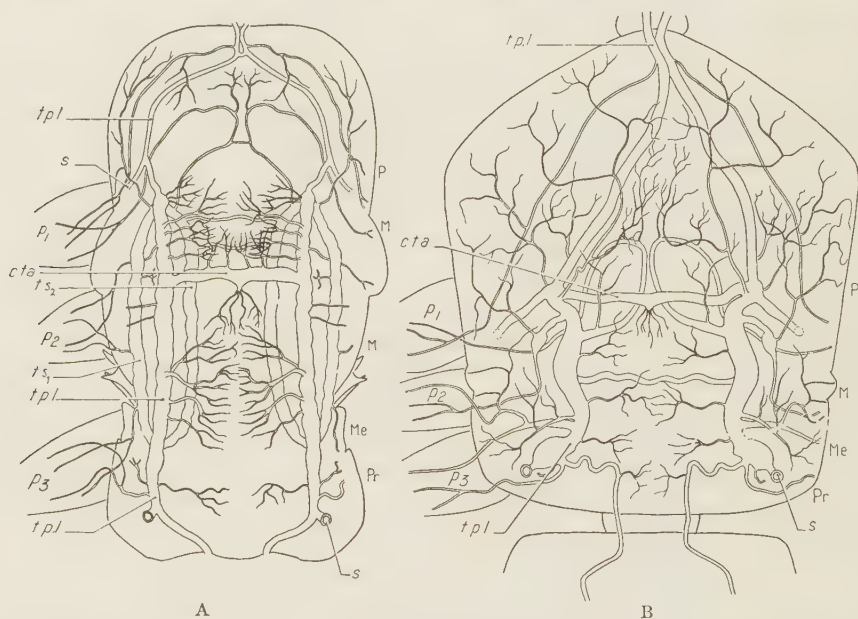


Fig. 15. — *Philotrypesis caricæ* (L.), appareil respiratoire thoracique : A, femelle ; B, mâle.

c. t. a., commissure thoracique antérieure ; M., mesonotum ; Me., metanotum ; P₁, P₂, P₃, pattes antérieure, médiane et postérieure ; P., prothorax ; Pr., propodeum ; s., stigmate ; t. p. l., trunc principal latéral ; t. s₁, trunc secondaire ventro-latéral ; t. s₂, trunc secondaire submédian.

La première paire est prothoracique, la seconde située sur le propodeum (ou segment médiaire), la troisième sur la partie antérieure du huitième segment abdominal. Ces trois paires de stigmates donnent accès dans autant de trachées stigmatiques qui s'ouvrent dans deux *trunks principaux* ; ceux-ci longent le corps de chaque côté sur toute sa longueur.

Le système respiratoire de la femelle et du mâle de *Philotrypesis*

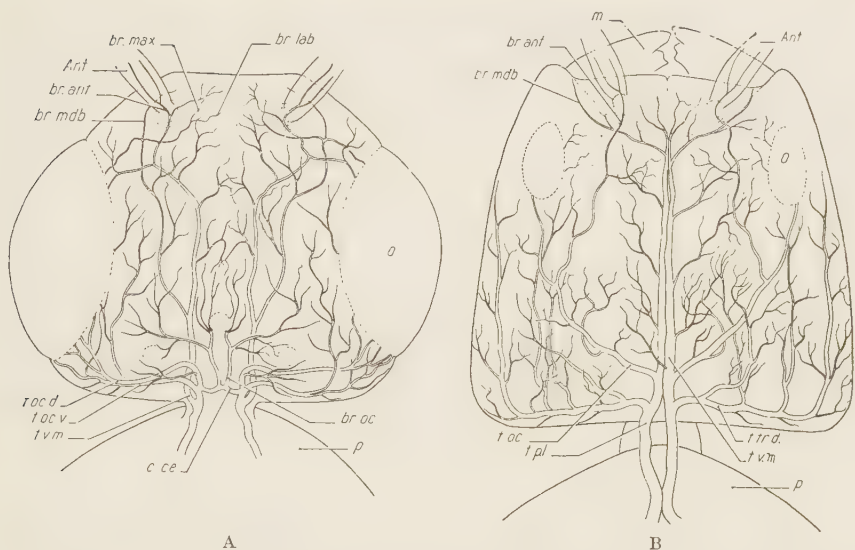


Fig. 16. — *Philotrypesis caricæ* (L.), appareil respiratoire céphalique : A, femelle ; B, mâle.

Ant., antenne ; *br. ant.*, branche antennaire ; *br. lab.*, branche labiale ; *br. max.*, branche maxillaire ; *br. mdb.*, branche mandibulaire ; *br. oc.*, branche ocellaire ; *c. ce.*, commissure céphalique ; *m.*, mandibule ; *p.*, prothorax ; *o.*, œil ; *t. oc.*, tronc oculaire ; *t. oc. d.*, tronc oculaire dorsal ; *t. oc. v.*, tronc oculaire ventral ; *t. p. l.*, tronc principal latéral ; *t. tr. d.*, tronc transverso-dorsal ; *t. v. m.*, tronc ventro-médian.

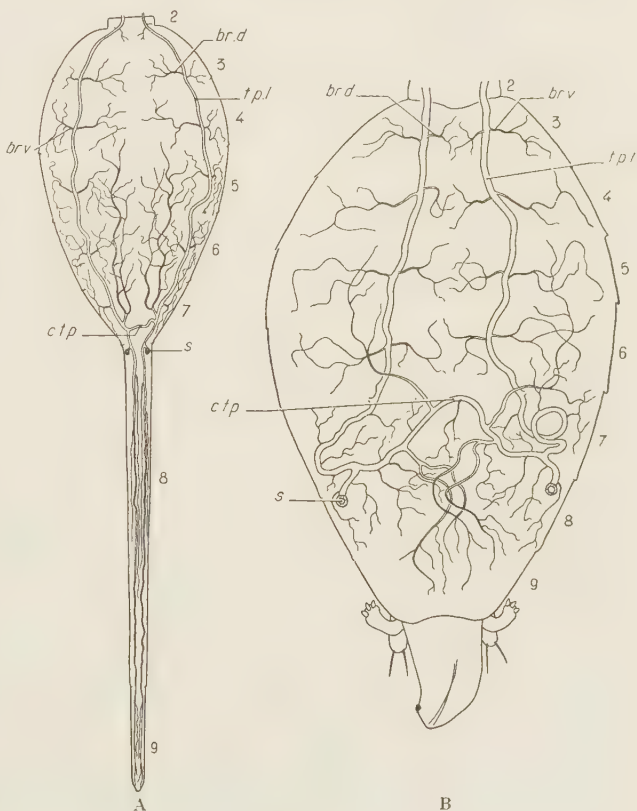


Fig. 17. — *Philotrypesis caricæ* (L.), appareil respiratoire abdominal : A, femelle ; B, mâle.

br. d., branche dorsale ; *br. v.*, branche ventrale ; *c. t. p.*, commissure transversale postérieure ; *s.*, stigmate ; *t. p. l.*, tronc principal latéral ; 2-9, deuxième à neuvième segments abdominaux.

Fig. 17.

caricæ (L.) est représenté sur les figures 15, 16, 17. Nous pensons que celles-ci peuvent remplacer une description approfondie qui serait fastidieuse. Les points suivants méritent cependant d'être signalés. Chez la femelle, le tronc principal latéral se divise longitudinalement dans le mésothorax, de sorte que deux *troncs secondaires* (l'un ventro-latéral et l'autre sub-médian) longent le tronc principal. Ces troncs longitudinaux se réunissent à l'avant et à l'arrière du mésothorax.

Chez le mâle, par contre, les troncs secondaires du mésothorax n'existent pas. Dans chaque patte pénètrent deux trachées d'origines différentes, fait connu depuis SEURAT (1899) chez *Doryctes gallicus* Rheinhard (*Bracónidæ*).

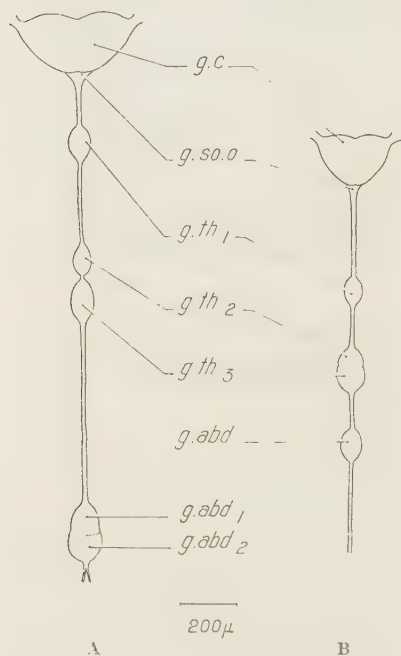


Fig. 18. — *Philotrypesis caricæ* (L.), système nerveux adulte.

A, femelle ; B, mâle. *g. c.*, ganglion cérébroïde ; *g. so. o.*, ganglion sous-œsophagien ; *g. th₁-g. th₃*, premier, deuxième et troisième ganglions thoraciques ; *g. abd.*, ganglion abdominal ; *g. abd₁, g. abd₂*, premier et deuxième ganglions abdominaux.

ganglionnaires. De l'extrémité postérieure du ganglion abdominal partent plusieurs branches qui aboutissent aux divers organes de l'abdomen. Nous rappelons que, chez la femelle de *Blastophaga psenes* (L.), les deux ganglions abdominaux sont restés bien séparés.

Le système nerveux du mâle diffère de celui de la femelle par la petitesse des ganglions cérébroïdes et la disparition du connectif entre les deuxième et troisième ganglions thoraciques qui sont fusionnés en une masse présentant une constriction transversale ; de plus, le connectif reliant le « deuxième ganglion » thoracique et le ganglion abdominal est plus court que chez la femelle ; enfin, le ganglion abdominal est dépourvu de constriction transversale (fig. 18, B).

3. — Système nerveux.

Le système nerveux de la femelle se compose de *ganglions cérébroïdes*, d'un *ganglion sous-œsophagien* et une *chaîne ventrale* de quatre ganglions, dont trois thoraciques et un abdominal (fig. 18, A). Les ganglions cérébroïdes constituent un « cerveau » relié au ganglion sous-œsophagien, très allongé, par une paire de connectifs qui entourent l'œsophage. Le connectif entre les deuxième et troisième ganglions thoraciques est très court. Par contre, celui qui relie le troisième ganglion thoracique et le ganglion abdominal est plus long. Le ganglion abdominal est grand et présente une constriction transversale. Il résulte, en effet, de la fusion de deux masses

La concentration et la simplification de la *chaîne nerveuse* sont donc plus accentuées chez le mâle que chez la femelle. De même, le système nerveux de *Philotrypesis caricæ* (L.) est plus concentré que celui de *Blastophaga psenes* (L.).

4. — Appareil reproducteur.

a. **Organes femelles.** — Les *ovaires* sont situés dorso-latéralement de part et d'autre de l'intestin moyen, dans les quatrième, cinquième et sixième segments abdominaux (voir GRANDI, 1921) : ces organes sont constitués d'un nombre variable d'*ovarioles* groupés en trois faisceaux. La partie antérieure de chaque ovaire est enroulée en spirale (fig. 19, A). Chaque ovariole ne donne qu'un *œuf* ; un ovaire en contient de 25 à 32.

L'ovaire débouche dans un *oviducte* dont la moitié antérieure est un peu plus large que la moitié postérieure. *In situ*, la partie postérieure est repliée sous la partie antérieure. Les oviductes s'ouvrent dans un court *vagin*. Les deux *glandes accessoires* sont bien développées, ovoïdes, légèrement aplaties horizontalement. Elles débouchent latéralement dans la partie postéro-dorsale de l'oviducte. La *spermathèque*, sphérique et de petite taille, est partiellement recouverte par la *glande séminale* (fig. 19, A, gl. s.). Le *canal spermatique*, très grêle et allongé, s'ouvre à la surface dorsale du vagin. Ce dernier débouche à l'extérieur dans la partie antérieure du sixième segment abdominal.

L'*appareil venimeux* est rudimentaire chez *Philotrypesis caricæ* (L.) : en effet, la *glande acide* est dépourvue de réservoir, et la *glande alcaline* (appelée *glande de Dufour* par BORDAS) est réduite à un minuscule processus digitiforme (cf. GRANDI, 1921). Ces deux glandes se déversent à la base de la tarière, comme on le voit sur la figure.

DUFOUR (1841), LACAZE-DUTHIERS (1850-1855), ZANDER (1899), BROCHER (1926), SNODGRASS (1933), etc., ont étudié la structure de la *tarière* chez divers Hyménoptères. Ils ont démontré que cet organe est constitué de trois pièces, le *gorgeret* et les deux *stylets*. Les stylets glissent sous le gorgeret comme sur des rails. Chez *Philotrypesis caricæ* (L.), nous avons observé la même structure. La figure 19, B, C, D, E, représente les diverses pièces de la tarière chez l'Insecte que nous avons étudié.

Le gorgeret, pièce la plus résistante, a la forme d'un couteau à double tranchant. Son extrémité est pourvue de quatre à six paires de crêtes transversales (fig. 19, E, cr.).

Contrairement au gorgeret, les stylets sont dépourvus de crêtes transversales et ont une extrémité simple. Ils présentent une cavité longitudinale limitée à l'intérieur par une membrane très mince. Leur paroi externe est moins épaisse que celle du gorgeret. Entre les deux stylets est ménagé un canal par où l'œuf est expulsé (fig. 19, F, c. tar.).

Il est intéressant de mentionner que les stylets sont pourvus de sept

sensilles campaniformes (fig. 19, C, *sen.*) analogues à celles décrites par McINDOO (1914), SNODGRASS (1925), FULTON (1933), SALT (1937), VARLEY

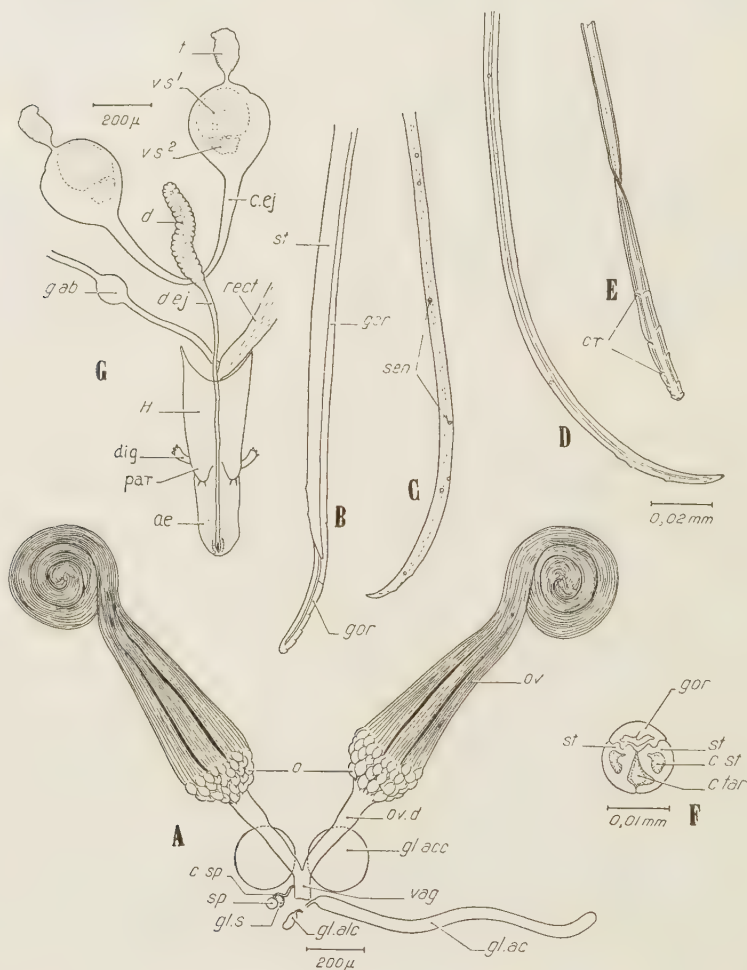


Fig. 19. — *Philotrypesis caricæ* (L.). A, organes reproducteurs et appareil venimeux, femelles; B, tarière; C, D, les deux stylets; E, gorgere; F, coupe transversale de la tarière; G, organes reproducteurs mâle.

æ., aedeagus; *c. ej.*, canal éjaculateur; *c. sp.*, canal spermatique; *c. st.*, canal du stylet; *c. tar.*, canal de la tarière; *cr.*, crêtes; *d.*, diverticule; *d. ej.*, ductus ejaculatorius communis; *dig.*, digitus; *g. ab.*, ganglion abdominal; *gl. ac.*, glande acide; *gl. acc.*, glande accessoire; *gl. alc.*, glande alcaline; *gl. s.*, glande séminale; *gor.*, gorgere; *H*, armature génitale; *o.*, œufs; *ov.*, ovaire; *ov. d.*, oviducte; *par.*, paramère; *rect.*, rectum; *sen.*, sensilles; *sp.*, spermathèque; *st.*, stylet; *t.*, testicule; *v. s₁*, *v. s₂*, réservoirs antérieur et postérieur de la vésicule séminale; *vag.*, vagin.

(1941). Il semble que les stylets aient pour fonction de conduire et de protéger l'œuf au moment de l'oviposition, tandis que le gorgere serait l'organe principal de pénétration et de perforation.

b. **Organes mâles.** — Les deux *testicules* sont petits, ovoïdes, situés dorso-latéralement de chaque côté de l'intestin moyen, dans le quatrième urotergite. Chacun de ces organes débouche dans une *vésicule séminale* par

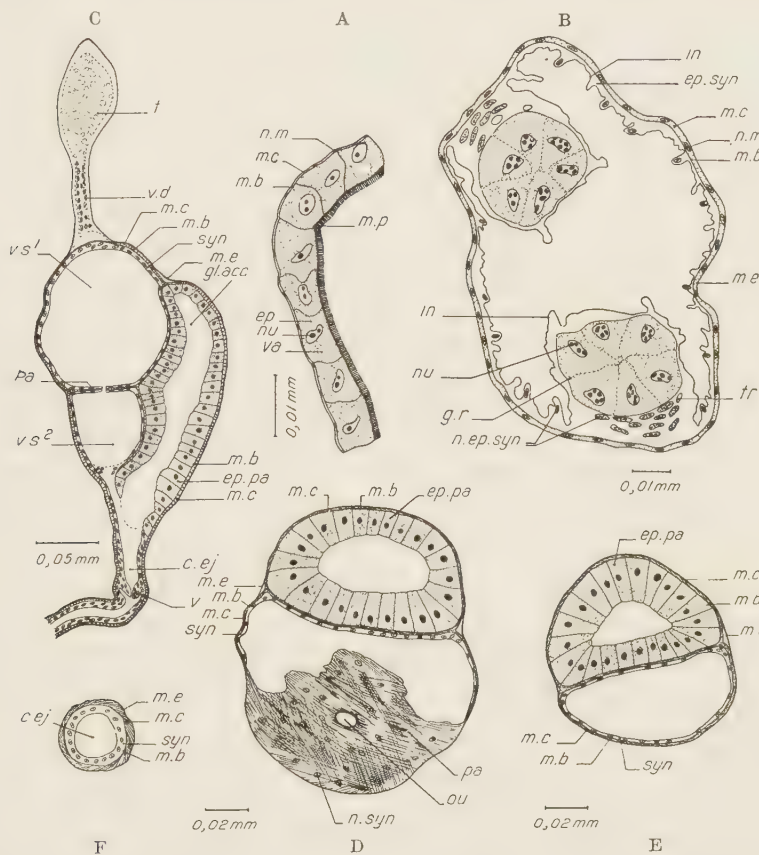


Fig. 20. — *Philotrypesis caricæ* (L.). A, coupe transversale de l'intestin moyen, mâle ; B, coupe transversale de la vésicule rectale et des glandes rectales du mâle ; C, coupe longitudinale de la vésicule séminale, de la glande accessoire et du canal éjaculateur ; D, coupe transversale de la vésicule séminale et de la glande accessoire au niveau de la paroi transversale ; E, coupe transversale des mêmes organes au niveau du deuxième réservoir vésiculaire ; F, coupe transversale du canal éjaculateur.

c. ej., canal éjaculateur ; *ep.*, épithélium ; *ep. pa.*, épithélium palissadique ; *ep. syn.*, épithélium syncytiel ; *gl. acc.*, glande accessoire ; *g. r.*, glande rectale ; *in.*, intima chitineuse ; *m. b.*, membrane basilaire ; *m. e.*, membrane enveloppante ; *m. p.*, membrane péritrophique ; *m. c.*, couche de fibres musculaires circulaires ; *n. syn.*, noyau de la couche syncytielle ; *n. ep. syn.*, noyau d'épithélium syncytiel ; *n. m.*, noyau des fibres musculaire circulaires ; *nu.*, nucléoles ; *ou.*, ouverture ; *pa.*, paroi ; *syn.*, couche syncytielle ; *i.*, testicule ; *tr.*, trachée ; *v.*, valve ; *va.*, vacuole ; *v. d.*, vas deferens ; *v. s.*₁, *v. s.*₂, réservoirs 1 et 2 de la vésicule séminale.

un *vas deferens* (fig. 20, C, *v. d.*). La vésicule séminale et la *glande accessoire*, intimement accolées dans une gaine commune, constituent une structure en forme de poire (fig. 19, G ; 20, C). Une paroi divise transversalement la vésicule séminale en deux réservoirs. Le réservoir antérieur est plus

grand et communique avec le réservoir postérieur par une petite ouverture située au milieu de la paroi transversale (fig. 20, D).

La paroi de la vésicule séminale se compose d'une *couche externe de muscles circulaires*, d'une *membrane basilaire* et d'une *couche interne syncytielle* d'épaisseur variable, pourvue de noyaux ovales (fig. 20, C, D). La cavité de la glande accessoire est revêtue d'un *épithélium palissadique*, constitué de longues cellules hexagonales, contenant des noyaux ronds ou ovales. Cette glande est également enveloppée d'une *couche de fibres musculaires circulaires* (fig. 20, C, D, E).

La vésicule séminale et la glande accessoire se déversent de chaque côté dans un *canal éjaculateur* (BORDAS, 1895) qui n'est autre que la continuation de la vésicule séminale (fig. 19, G, *c. ej.*) : en effet, nous retrouvons dans la paroi de ce canal les mêmes couches que dans la paroi de la vésicule (fig. 20, C). A l'intérieur de ce canal, on observe une valve formée par le tissu syncytiel, valve ayant sans doute pour fonction d'empêcher le reflux des spermatozoïdes. Les deux canaux issus des deux vésicules débouchent dans un canal impair médian, le *ductus ejaculatorius* (canal éjaculateur commun, BORDAS, 1895) (fig. 19, G, *d. ej.*). Enfin, nous signalerons encore l'existence, sur la ligne médiane entre les deux vésicules séminales, d'un *diverticule antérieur* du *ductus ejaculatorius* (fig. 19, G, *d.*).

RÉSUMÉ

1. Nous avons étudié les adaptations morphologiques en relation avec le milieu et le comportement des sexes chez *Blastophaga psenes* (L.) et chez *Philotrypesis caricæ* (L.).

2. Chez *Philotrypesis caricæ* (L.), l'accouplement a lieu normalement dans la cavité du réceptacle. Malgré toutes les recherches effectuées, nous n'avons jamais vu de femelle s'accouplant dans l'ovaire comme MAYER (1882) et LICHTENSTEIN (1919) prétendent l'avoir observé.

3. Les mâles de *Philotrypesis caricæ* (L.) et de *Blastophaga psenes* (L.), chez qui les antennes ont été amputées de leur funicule, s'égarent dans le réceptacle et ne parviennent plus à trouver l'ovaire contenant leur femelle. Il semble qu'une odeur émanant de la femelle attire le mâle. Cette odeur serait perçue par les organes sensoriels (chimiorécepteurs) localisés sur le funicule des antennes du mâle.

4. Nous avons pu estimer le sex-ratio de *Philotrypesis caricæ* (L.) à 55-60 mâles pour 100 femelles. Toutefois, ces chiffres varient suivant les saisons. Le sex-ratio de *Philotrypesis caricæ* (L.), plus élevé que chez *Blastophaga psenes* (L.) (9-18 mâles pour 100 femelles), pourrait être en relation avec le comportement sexuel au moment de la copulation et la mortalité différentielle des sexes au cours de la métamorphose.

5. *Philotrypesis caricæ* (L.) pond exclusivement dans les jeunes ovaires de Caprifigues où *Blastophaga psenes* (L.) a déjà déposé son œuf et injecté son venin. La ponte est effectuée à l'aide d'une longue tarière pourvue

de chimiorécepteurs qui renseignent l'Insecte sur le contenu de l'ovaire. Il semble que la présence, dans l'ovaire, du venin de *Blastophaga psenes* (L.) (plutôt que son œuf) détermine la ponte de *Philotrypesis*. Ce dernier Insecte pond environ 54 œufs.

6. Chez *Philotrypesis caricæ* (L.), ainsi que chez *Blastophaga psenes* (L.), la période d'éclosion des adultes de la génération estivale (précoce) est particulièrement longue (environ sept à huit semaines) ; les Insectes qui éclosent au début de cette période pondent dans les Figues tardives estivales, ceux qui éclosent plus tard pondent dans les Figues hivernales.

7. *Philotrypesis caricæ* (L.) et *Blastophaga psenes* (L.) hibernent à l'état de prénymphes. L'état prénymphal, qui, dans les générations printanière et estivale, est très éphémère, se prolonge par contre d'environ trois mois dans les générations hivernales (estivale tardive et hivernale).

8. Dans le Midi de la France, il existe au maximum quatre récoltes de Caprifigues appartenant à trois générations, dont l'estivale se développe à deux époques différentes : estivale précoce et estivale tardive.

9. Nous avons observé chez *Philotrypesis caricæ* (L.) et chez *Blastophaga psenes* (L.) quatre générations d'œufs et quatre générations de stades post-embryonnaires ; les prénymphes des troisième et quatrième générations hibernent et se métamorphosent ensemble dans les réceptacles estivaux tardifs et hivernaux au début du printemps. Il en résulte qu'il y a seulement trois générations d'adultes.

10. *Philotrypesis caricæ* (L.) est un cleptoparasite de *Blastophaga psenes* (L.). Sa larve est phytophage et dévore l'endosperme de *Ficus carica* L. Parvenue à son deuxième stade, elle fait périr la larve (également au deuxième stade) de *Blastophaga psenes* (L.).

11. L'atrophie des glandes à venin, le nanisme, les variations de taille et le polymorphisme qu'on observe chez *Philotrypesis caricæ* (L.) pourraient être des conséquences de ce cleptoparasitisme.

12. L'œuf, les deux stades larvaires, la prénymphes et la nymphe de *Philotrypesis caricæ* (L.) sont décrits ici pour la première fois.

13. Nous avons également étudié le tube digestif, l'appareil respiratoire, l'appareil reproducteur et le système nerveux de la larve et de l'adulte chez *Philotrypesis caricæ* (L.). Les points suivants méritent d'être relevés :

a. Système respiratoire adulte : chez la femelle, le tronc principal latéral se divise longitudinalement dans le mésothorax, de sorte que deux troncs secondaires (l'un ventro-latéral, l'autre ventro-submédian) longent le tronc principal. Ces troncs longitudinaux se réunissent à l'avant et à l'arrière du mésothorax. Chez le mâle, par contre, les troncs secondaires du mésothorax n'existent pas.

b. Système reproducteur adulte, mâle : la vésicule séminale et la glande accessoire sont disposées dans une gaine commune ; la vésicule séminale est divisée en deux réservoirs, antérieur et postérieur.

14. L'étude comparée du système nerveux de la larve, de la prénymphes et de l'adulte nous a permis de suivre l'évolution de la chaîne nerveuse durant la métamorphose.

15. Enfin, nous avons examiné la structure histologique de l'intestin moyen chez la larve du deuxième stade et chez l'adulte, ainsi que la structure de la vésicule rectale, des glandes rectales, de la vésicule séminale et des glandes accessoires (mâle) chez l'adulte.

*Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, Paris.
Station Biologique des Eyzies, Dordogne.*

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME. — 1923. Report of Committee in charge of the Experiment Station for the Year ending September 30, 1922 (*Proc. 42nd. Ann. Meeting Hawaiian Sugar Planters' Association*, Nov. 20th.-22nd., 1922, 71 p., Honolulu).
- ASHMEAD (W. H.). — 1904. Classification of the Chalcid Flies or the superfamily *Chalcidoidea*, with descriptions of new species in the Carnegie Museum, collected in South America by H. H. SMITH (*Mem. Carnegie Mus.*, **1**, n° 4, p. 1-x, 225-551).
- BAKER (C. F.). — 1913. A study of caprification in *Ficus nota* (*The Philippine J. Sc.*, **3**, sect. D, n° 2, p. 63-83).
- BERLESE (A.). — 1914. Intorno alla riproduzione e al dimorfismo sessuale negli Insetti (*Redia*, **10**, p. 77-112). — 1916. Sul polimorfismo degli Insetti (*Redia*, **11**, p. 211-238).
- BERNARD (M.). — 1787. Mémoire sur l'histoire naturelle du Figuier (*Mém. p. servir à l'hist. nat. de la Provence*, **1**, Paris).
- BORDAS (L.). — 1894. Sur l'appareil venimeux des Hyménoptères (*C. R. Acad. Sc. Paris*, **118**, n° 16, p. 873-875). — 1894 a. Anatomie de l'appareil venimeux des Ichneumonides (*Zool. Anz.*, **17**, n° 460, p. 385-387). — 1894 b. Appareil glandulaire des Hyménoptères (*Thèses prés. à la Fac. Sc. de Paris*, sér. A, n° 217, p. 1-362, 11 pl.). — 1895. Appareil génital mâle des Hyménoptères (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **20**, p. 103). — 1897. *Description anatomique et étude histologique des glandes à venin des Insectes Hyménoptères*, Paris, G. Carré et C. Naud, 53 p. et 2 pl.). — 1908. Sur quelques points d'anatomie des glandes venimeuses des Hyménoptères (*Bull. Soc. Ent. France*, n° 8, p. 136-140). — 1917. Anatomie des glandes venimeuses des *Pimplinæ* (*Bull. Soc. Ent. France*, n° 12, p. 197-198). — 1919. Considérations générales sur les glandes venimeuses des Hyménoptères térébrants (*Insecta*, **9**, An., nos 100-102, p. 94-96).
- BORRI (C.). — 1925. Rectal glands of Insects (*Atti. della Soc. Toscana Sc. Nat.*, **36**, p. 226-280).
- BOULANGÉ (H.). — 1924. Recherches sur l'appareil copulateur des Hyménoptères et spécialement des Chalastogastres (*Mémoires et Travaux des Facultés Catholiques de Lille*, **28**, 444 p.).
- BRUES (Ch. T.). — 1921. Correlation of taxonomic affinities with food habits in Hymenoptera, with special reference to parasitism (*The American Naturalist*, **55**, p. 134-164).
- BUGNION (E.). — 1891. Recherches sur le développement post-embryonnaire, l'anatomie et les mœurs de l'*Encyrtus fuscicollis* (*Rec. Zool. Suisse*, **5**, p. 435-534). — 1904. Les œufs pédiculés et la tarière de *Rhyssa persuasoria* (*C. R. VI^e Congrès International de Zool.*, Berne).
- BUSCALIONI (L.) et GRANDI (G.). — 1935. L'evoluzione dei ricettacoli del *Ficus carica* L. in rapporto con l'insetto pronubo (*Blastophaga psenes* L.) e con la coltivazione (*R. Accad. Sc. Ist. Bologna* [ser. 9], **3**, p. 109-122). — 1938. Il *Ficus carica* L., la sua biologia, la suocoltivazione e i suoi rapporti con l'insetto pronubo (*Blastophaga psenes* L.) (*Boll. Ist. Ent. Bologna*, **10**, p. 223-280).
- CARLET (C.). — 1884. Sur le venin des Hyménoptères et ses organes sécréteurs (*Bull. des séances de la Soc. Ent. France*, p. CVIII-CV).

- CAMERON (T. W. M.). — 1956. *Parasites and Parasitism*, 322 p., Methuen, London.
- CAVOLINI (F.). — 1782. Memoria per servire alla storia compiuta del Fico e della proficazione relativamente al Regno di Napoli (*Opuscoli Scelti sulla Scienze e sulla Arti*, 5, Milano, et 41, p. 219-249).
- CLAUSEN (C. P.). — 1939. The effect of host-size upon the sex-ratio of hymenopterous parasites and its relation to methods of rearing and colonisation (*J. N. Y. Ent. Soc.*, 47, p. 1-9). — 1940. *Entomophagous Insects*, 688 p., McGraw-Hill Book Company, Inc., New York).
- COBELLI (R.). — 1908. Il *Ficus carica* L. nel Trentino (*Verh. zool. bot. Ges. Wien*, 58 B., p. 20-29). — 1910. Il *Ficus carica* L. nel Trentino (*ibid.*, 60, p. 245-249). — 1912. I pronubi del *Ficus carica* L. nel Trentino (*Zeitschr. f. Wissensch. Insektenbiologie*, 8 B., Heft 10, p. 327-328).
- CONCI (G.). — 1924. Alcuni osservazioni sul *Ficus carica* L. nel Trentino (*Boll. Chim. Farmac.*, 10, Como R. Longatti, 6 p.).
- CONDIT (I. J.). — 1918. How the female *Blastophaga* works (*Monthly Bull. Stat. Comm. Hort.*, 7, n° 9, p. 538-540). — 1919. Bits of Fig History in California (*Monthly Bull. Stat. Comm. Hort.*, 8, n° 5, p. 260-265). — 1920. Caprifigs and caprifigation (*University of California Publications, College of Agriculture, Agric. Experim. Station, Berkeley, California*, Bull. n° 319, p. 341-375). — 1922. Caprifigs and caprifigation (*Sett. College of Agriculture, Agric. Experim. Station, Berkeley, California*, Bull. n° 319, p. 341-377). — 1938. Parthenocarp in the Fig (*Amer. Soc. Hort. Sc. Proc.*, 36, p. 401-404). — 1948. Parthenocarp in Caprifigs (*Amer. Soc. Hort. Sc. Proc.*, 52, p. 233-236).
- CONDIT (I. J.) et ENDERUD (J.). — 1956. A bibliography of the Fig (*Hilgardia*, 25, p. 1-663).
- CONDIT (I. J.) et FLANDERS (S. E.). — 1945. « Gall-flower » of the Fig, a misnomer (*Science*, 102, p. 128-130).
- COOK (M. E.). — 1923. The origin and structure of plant galls (*Science*, 5th. January).
- COTTE (J.). — 1920. Deux parasites de la Figue sauvage (*Bull. Soc. Path. Vég. France*, Paris, 7, p. 26-30). — 1921. Observations sur le comportement de *Blastophaga psenes* (L.) (*Bull. Soc. Ent. de France*, n° 19, p. 290-292). — 1923. Observations sur les Figuiers de Provence (*Ann. Fac. Sc. Marseille*, II^e sér., 2, fasc. I, p. 5-40).
- COTTE (J.) et REYNIER (A.). — 1923. La dioécie du Figuier et *Blastophaga psenes* (L.) (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, 88, n° 7, p. 500-502).
- COUSIN (G.). — 1933. Étude biologique d'un Chalcidien : *Mormoniella vitripennis* Walk. (*Bull. Biol. de la France et Belg.*, 67, p. 371-400).
- CRANE (J. C.). — 1950. Figs, Wasps and hormones (*Amer. Fruit Grower*, 71 (4), p. 11, 30, 31, 32).
- CRANE (J. C.) et BLONDEAU (R.). — 1949. Use of hormones as a substitute for caprifigation (*California Fig Inst. Ann. Res. Conf., Proc.*, 3, p. 11-14, Fresno).
- CUNNINGHAM (D. D.). — 1889. On the phenomena of fertilization in *Ficus roxburghii* Wall. (*Ann. R. Botan. Gard. Calcutta*, 1, p. 11-51).
- CUSHMAN (R. A.). — 1926 a. Location of individual hosts versus systematic relation of host species as a determining factor in parasitic attack (*Wash. Ent. Soc., Proc.*, 28, p. 5-6). — 1926 b. Some types of parasitism among the Ichneumonidæ (*Wash. Ent. Soc., Proc.*, 28, p. 29-51).
- DETHIER (V. G.). — 1947. The response of Hymenopterous parasites to chemical stimulation of the ovipositor (*J. Expt. Zool.*, Philadelphia, 105, p. 199-207).
- DOW (R.). — 1942. The relation of the prey of *Sphecius speciosus* to the size and sex of the adult Wasp (Hym. Specidæ) (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, 35, p. 310-317).
- DUFOUR (L.). — 1841. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Névroptères (*Mémoire présenté à l'Acad. Sc. Paris*, le 5 mars 1834).
- EISEN (G.). — 1891. The first introduction of *Blastophaga psenes* into California (*Insect Life*, 4, nos 3 et 4, p. 128-129). — 1896. Biological studies on Figs, Caprifigs and Caprifigation (*Proc. Calif. Acad. Science*, 2^e sér., 5, (11), 897-1003). — 1901. The Fig:

- its history, culture and curing (*U. S. Dept. of Agric., Div. of Pomology, Bull.*, **9**, Washington).
- FABRE (J.-H.). — 1886. *Souvenirs entomologiques*, Paris, 3^e série, **1-10**, p. 84-85, 93-96).
- FLANDERS (S. E.). — 1935. Host influence on the prolificacy and size of *Trichogramma* (*Pan-Pacific Ent.*, **11**, p. 175-177). — 1938. The effect of cold storage on the reproduction of parasitic Hymenoptera (*Jour. Econ. Ent.*, **31** (5), p. 633). — 1941. The sex-ratio in the Hymenoptera: A function of the environment (*Ecology*, **23**, p. 120-121). — 1946. Control of sex and sex-limited polymorphism in the Hymenoptera (*Quart. Rev. of Biol.*, **21**, p. 135-143).
- FROGGATT (W.). — 1900. Insects living in Figs with some account of caprification (*Agric. Gaz. N. S. W.*, **11**, p. 447-456).
- FULLAWAY (D. T.). — 1921. Fig Insect investigations (*The Hawaiian Forester and Agriculturnist*, **18**, n° 6, p. 139-143). — 1922. Report of the Entomologist (*Hawaii Bd. Agric. & Forestry, Report Bienn.*, Honolulu, p. 53-68).
- GASPARRINI (G.). — 1845. Ricerche sulla natura del Caprifico e del Fico e sulla caprificazione (*Rendic. Adun. e Lav. R. Acc. Scienze di Napoli*, **4**, p. 321-412). — 1848. Nuove ricerche sopra alcuni punti di anatomia e fisiologia spettanti alla dottrina del Fico e del Caprifico (*Rendic. Adun. e Lav. R. Acc. Scienze di Napoli*, **7**, p. 394-417). — 1865. Nuove osservazioni su taluni agenti artificiali che accelerano la maturazione del Fico (*Atti R. Acc. Scienze fis. e mat.*, **2**, Napoli).
- GENIEYS (P.). — 1925. *Habrobracon brevicornis* Wesm. (*Ann. Ent. Soc. Am.*, **18**, p. 143-202).
- GÈZE (J.-B.). — 1923. La caprification dans Théophraste (*Ann. Soc. d'Hortic. et d'Hist. Nat. de l'Hérault*, 63^e année, 2^e sér., **54**, n° 4, p. 235-238).
- GIARD (A.). — 1902. Sur le passage de l'hermaphrodisme à la séparation des sexes par castration parasitaire unilatérale (*C. R. Acad. Sc. Paris*, **134**, p. 146-149).
- GRÄNICHER. — 1905. Some observations on the life-history and habits of parasitic Bees (*Wis. Nat. Hist. Soc. Bul.*, **3**, p. 153-159).
- GRANDI (G.). — 1920. Studio morfologico e biologico della *Blastophaga psenes* (L.) (*Boll. Lab. Zool. Portici*, **14**, p. 63-204). — 1921 a. Diagnosi preliminari di Imenotteri dei Fichi (*Ann. Mus. Civico Stor. Nat. Genova*, sez. 3 a, **9**, p. 304-316). — 1921 b. Ricerche sul gen. *Philotrypesis* Först. (*Boll. Lab. Zool. Portici*, **15**, p. 33-190). — 1923. Gli Insetti dei Caprifici. Conoscenze ed incognite della loro storia naturale (*Riv. di Biologia*, **5**, fasc. 1, p. 69-90). — 1924. Biologia, evoluzione e adattamento degli Insetti dei Fichi (*Att. Soc. Ital. Sc. Nat.*, **63**, p. 288-311). — 1929. Plasticità somatica, morfologia ed etologia in Insetti viventi in particolari condizioni di segregazione (*Mem. Accad. Sc. Ist. Bologna*, cl. sc. fis. (8), **6**, p. 89-105). — 1930 a. Studio morfologico e biologico della *Blastophaga psenes* L. (*Boll. Lab. Ent. Bologna*, **2**, p. 1-147). — 1930 b. Monografia del gen. *Philotrypesis* Först. (*Boll. Lab. Ent. Bologna*, **3**, p. 1-181). — 1937. Morfologia ed etologia comparate di Insetti a regime specializzato (*R. Ist. Super. Agr., Lab. di Ent. Bologna*, **9**, p. 34-64). — 1951. *Introduzione allo Studio dell'Entomologia*, **2**, p. 1017-1019, Bologna. — 1955 a. Catalogo Ragionato delle Agaonine del Mondo descritte fine ad oggi (*Boll. Lab. Ent. Bologna*, **21**, p. 107-139). — 1955 b. Gli Insetti a regime specializzato ed i loro « adattamenti morfologici » (*Mem. Accad. Naz. Lincei*, ser. 8, **5**, sez. 3, fasc. 1, p. 1-49).
- GRASSÉ (P.-P.). — 1935. *Parasites et Parasitisme* (Librairie Armand Colin, Paris). — 1951. *Traité de Zoologie*, **10**, p. 771-975 (Masson et C^{ie}, éditeurs, Paris).
- GRAVENHORST (J. L. C.). — 1829. Disquisito de *Cynipe psene* Auctorum et descriptio *Blastophagæ*, novi Hymenopterorum generis (*Beiträge z. Entomologie Schlesiens*, Heft 1, p. 27-33).
- GREEN (T. L.). — 1931. The anatomy and histology of the alimentary canal of the common Wasp (*Vespa vulgaris*) (*Proc. Zool. Soc. London*, p. 1041-1066).
- GROSCH (D. S.). — 1945. The relation of cell size and organ size to mortality in *Habrobracon* (*Growth*, **9**, p. 1-17). — 1947. The correlation between animal size and appendage size in *Habrobracon* and its use in genetic investigations (*Proc. N. C. Acad. of*

- Sc., *J. of the Elisha Mitchell Scientific Society*, **63**, p. 106-107). — 1948. Dwarfism and differential mortality in *Habrobracon* (*J. Exp. Zool.*, **107**, p. 289-313).
- HAGEN (H. R.). — 1929. The Fig insect situation in the Smyrna Fig district (*J. Econ. Ent.*, **22**, n° 6, p. 900-909).
- HAMMOND (E. C.). — 1938. Biological effects of population density in lower organisms (*Quart. Rev. Biol.*, **13**, p. 421-439). — 1939. Biological effects of population density in lower organisms (concluded) (*Quart. Rev. Biol.*, **14**, p. 35-39).
- HANNA (A. D.). — 1934. The male and female genitalia and the biology of *Euchalcidia caryobori* Hanna (Hym. Chalcidinae) (*Trans. R. Ent. Soc. London*, **82**, p. 107-136).
- HASE (A.). — 1922. Biologie der Schlupfwespe *Habrobracon brevicornis* (Wesmael) (Braconidae) (*Arb. aus. der Biol. Reichsanstalt für Land und Forstwirtschaft*, **11**, p. 95-168).
- HOFFMEYER (E. B.). — 1932. Neue Agaontiden I (Hym. Chalc.) (*Ent. Medd.*, Copenhagen, **18**, p. 186-199).
- HOWARD (L. O.). — 1891. The methods of pupation among the Chalcididae (*U. S. Div. Ent., Ins. Life*, **4**, p. 193-196). — 1897. A study in insect parasitism (*U. S. Bur. Ent. Tech. Ser.*, **5**, 57 p.). — 1899. The present status of the caprifig experiments in California (*U. S. Dept. Agric.*, n° 20, New ser., *Proc. eleventh ann. meeting Assoc. Econ. Entom.*, Washington). — 1900. Smyrna Fig culture in the United States (*Year book, U. S. Dept. Agric.*, p. 79-106).
- JOSEPH (K. J.). — 1952. Descriptions of three new genera and five new species of *Sycophagini*, with notes on biology, distribution and evolution (*Agra Univ. J. Res. (Science)*, **1**, p. 53-82). — 1954. On seven species of the genus *Philotrypesis* Först. with a note on unisexual variations and polymorphism. (*Agra Univ. J. Res. (Science)* **3** (1), p. 43-94). — 1955. Observations sur la biologie de *Philotrypesis caricæ* (L.) (Hym. Chalcidiens Callimomidae) (*C. R. Acad. Sc. Paris*, **241**, p. 1624-1625). — 1956 a. De la présence de chimiorécepteurs sur la tarière de *Philotrypesis caricæ* (L.) (Hym. Chalcidiens Callimomidae) (*C. R. Acad. Sc. Paris*, **243**, p. 1163-1164). — 1956 b. Contributions to our knowledge of Fig Insects (Chalcidoidea : parasitic Hymenoptera) from India. VII. Descriptions of fifteen new and revision of some old species (*Ann. Soc. Ent. de France*, **125**, p. 97-133). — 1957. Le parasitisme de *Philotrypesis caricæ* (L.) et l'influence de la vie parasitaire sur le parasite (*C. R. Acad. Sc. Paris*, **244**, p. 1269-1272).
- KENNEDY (C. H.). — 1933. Some fundamental aspects of Insect parasitism (*V^e Cong. Int. Ent.*, Paris, p. 407-419).
- LACAZE-DUTHIERS (H.). — 1849-1853. Recherches sur l'armature génitale des Insectes (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, 3^e sér., **12** [1849], p. 353-374 ; **14** [1850], p. 17-52 ; **19** [1853], p. 25-88, p. 203-237).
- LANGERON (M.). — 1942. *Précis de Microscopie*, 6^e édition, Masson et C^{ie}, éditeurs, Paris.
- LECLERC DU SABLON (M.). — 1906. Sur la reproduction du Figuier (*C. R. Acad. Sc. Paris*, **143**, n° 20, p. 756-757). — 1907. Sur la symbiose du Figuier et du *Blastophaga* (*C. R. Acad. Sc. Paris*, **144**, n° 3, p. 146). — 1908 a. Observation sur les diverses formes du Figuier (*Ficus carica*) (*Rev. Gén. de Botan.*, **20**, n° 232). — 1908 b. Structure et développement de l'albumen du Caprifiguier (*Rev. Gén. de Botan.*, **20**, n° 229). — 1910 a. Sur un cas de parthénogenèse du Figuier de Smyrne (*Rev. Gén. de Botan.*, **22**, p. 65-69). — 1910 b. I. La reproduction du Figuier. II. Quelques observations sur les Figueurs (*Ass. Franc. Avanc. Sc., Congrès de Toulouse, Résumés des travaux*, p. 95-98).
- LICHTENSTEIN (J. L.). — 1919 a. Notes biologiques sur les Hyménoptères méditerranéens (*Bull. Soc. Ent. France*, n° 15, p. 270-275). — 1919 b. Note préliminaire au sujet de *Philotrypesis caricæ* Hass. (*Bull. Soc. Ent. France*, n° 17, p. 313-316). — 1921. Le déterminisme de la ponte chez un Chalcidien, *Habrocytus cionica* (*C. R. Acad. Sc. Paris*, **173**, p. 1416-1417).
- LICHTENSTEIN (J. L.) et PICARD (F.). — 1918. Étude morphologique et biologique du *Sycosoter lavagnei* Pic. et Licht. (*Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, 2^e sér., Mém. n° 29, p. 440-474).

- LONGO (B.). — 1905. Acrogamia aporogama nel Fico domestico (*Ficus carica* L.) (*Ann. di Botanica*, publ. dal Prof. R. PIROTTA, **3**, fasc. 1, p. 14-17). — 1906. Ricerche sul Fico e sul Caprifico (*Rend. R. Acc. Lincei, classe di Sc. fis. mat. e nat.*, ser. 5, **15**, p. 373-377). — 1909. Osservazioni e ricerche sul *Ficus carica* L. (*Ann. di Botanica*, **7**, fasc. 2, p. 234-256). — 1912. Sur le *Ficus carica* en Italie (*C. R. Acad. Sc. Paris*, **155**, n° 7, p. 433). — 1913. Recensione del lavoro del Tischler (*Ann. di Botanica*, **11**, fasc. 2, p. 357-359). — 1918. Primi risultati della seminazione del Caprifico (*Rend. R. Acc. Lincei*, ser. 5, fasc. 1, p. 55-57).
- MARCHAL (P.). — 1936. Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites : les Trichogrammes (*Ann. Épiphyt. Phytogén.*, **2**, p. 447-550).
- MARSHALL (J.). — 1935. Chemoreceptors on the antennæ in Honey-Bee (*J. Exp. Biol.*, **12**, p. 17-26).
- MAYER (P.). — 1882. Zur Naturgeschichte der Feigeninsecten (*Mitt. Zool. Staz. Neapel*, **B. 3**, p. 551-590).
- MAYR (G.). — 1885. Feigeninsecten (*Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, **B. 30**, p. 147-250). — 1906. Neue Feigen-Insekten (*Entom. Zeitg.*, **B. 25**, p. 153-187).
- MAYR (E.), LINSLEY (E. G.) et USINGER (R. L.). — 1953. *Methods and Principles of Systematic Zoology*, 328 p., McGraw-Hill Book Company, Inc., New York.
- MORRIS (K. R. S.). — 1937. The prepupal stage in Ichneumonidæ, illustrated by the life-history of *Extenterus abruptorius* Thb. (*Bul. Ent. Res.*, **28**, p. 525-534).
- MÜLLER (F.). — 1886. Zur Kenntniss der Feigenwespen (*Entom. Nachrichten herausg. v. Dr. F. KARSCH*, **12**, n° 13, p. 193-199).
- NIKOLSKAJA (M. N.). — 1956. Seed-eating Chalcids of the U. S. S. R. and the importance of the phytophagous habits in the evolution of the group (*Hym. Chalcidoidea*) (*Revue d'Entomologie de l'U. R. S. S.*, **35**, p. 570-581).
- PAMPEL (W.). — 1914. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Ichneumoniden (*Zeitschrift. f. wissensch. Zool.*, **B. 108**, p. 292).
- PANTIN (C. F. S.). — 1948. *Notes on Microscopical Techniques for Zoologists*, Cambridge Univ. Press.
- PARKER (H. L.). — 1924. Recherches sur les formes post-embryonnaires de Chalcidiens (*Ann. Soc. Ent. France*, **93**, p. 261-379).
- PARKER (H. L.) et THOMPSON (W. R.). — 1925. Notes on the larvæ of the *Chalcidoidea* (*Ent. Soc. Amer. Ann.*, **18**, p. 384-395).
- PÉCHOUTRE (F.). — 1909. *Biologie Florale*, p. 300-309, Octave Doin et Fils, éditeurs, Paris.
- PEMBERTON (C. E.). — 1921. The Fig Wasp in its relation to the development of fertile seed in the Moreton Bay Fig (*The Hawaiian Planters' Record*, **24**, n° 6, p. 297-319).
- PICARD (F.). — 1919. Contribution à l'étude du peuplement d'un végétal. La faune entomologique du Figuier (*Ann. des Épiphyties*, **6**, p. 34-174). — 1920. Le déterminisme de la ponte chez un Hyménoptère térébrant, la *Pimpla instigator* L. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, **172**, p. 1617-1619).
- PLINIO (C. Sec.). — 1535. *Naturalis Historiæ*, lib. XV, chap. xix, p. 261, Éd. Basil.
- PONTERA (G.). — 1720. *Anthologia sive de floribus natura* (*Patavii*, lib. II, chap. xxxiv, e lib. III, chap. xxv).
- POUJOL (G.). — 1923. Le *Blastophaga psenes*, ou Mouche du Figuier (*Ann. Soc. d'Hortic. et d'Hist. Nat. de l'Hérault*, 63^e année, 2^e sér., **54**, n° 5, p. 213-224).
- RAVASINI (R.). — 1911. Die Feigenbäume Italiens und ihre Beziehungen zu einander (*Bern. Akadem. Buchhandl. von Max Dreschel*, 174 p.). — 1912 a. Sul *Ficus carica*, Risposto al Prof. B. LONGO (*Archivio di Farmacognosia e Scienze affini*, **1**, n° 1, p. 14-31). — 1912 b. Ancora sul *Ficus carica* (*Archivio di Farmacognosia e Scienze affini*, **1**, n° 3, p. 85-116).
- REINACH (S.). — *Cultes, Mythes et Religions*, 2^e édit., **3**, Les Sycophantes et les mystères de la Figue, p. 92-118.
- RILEY (C. V.). — 1891. Some interrelationships of Plants and Insects (*Insect Life*, **4**, n° 11-12, p. 358-378).

- RIVILLE (G. DE). — 1755. Mémoire sur la Caprification (*Mém. de Mathém. et Physiq. prés. p. div. Savants à l'Acad. de Paris*, **2**, p. 369-377).
- RIXFORD (G. P.). — 1912. Fructification of the Fig by *Blastophaga* (*Journ. Econ. Ent.*, **5**, p. 349-355). — 1918. Smyrna Fig culture (*U. S. Dept. Agric., Washington, Bull.*, **732**, 43 p.).
- SALT (G.). — 1934. Experimental studies in insect parasitism. I. Introduction and technique. II. Superparasitism (*Roy. Soc. London, Proc.*, ser. B, **114**, p. 450-476). — 1935. Experimental studies in insect parasitism. III. Host-selection (*Roy. Soc., London, Proc.*, ser. B, **117**, p. 413-435). — 1937 a. The sense used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized and unparasitized hosts (*Roy. Soc., London, Proc.*, ser. B, **122**, p. 57-75). — 1937 b. The egg-parasite of *Sialis lutaria*: A study of the influence of the host upon a dimorphic parasite (*Parasitology*, **29**, p. 539-553). — 1941. The effects of hosts upon their Insect Parasites (*Biol. Rev.*, **16**, n° 4, p. 239-264).
- SAUNDERS (S. S.). — 1878. On the habits and affinities of *Apocrypta* and *Sycophaga* of the Hymenopterous family *Agaonidæ*, with description of a new species of *Apocrypta* from the Figs of *Ficus sycomori* of Egypt (*Trans. Ent. Soc. London*, p. iv et 313-320).
- SCHMIEDER (R. G.). — 1933. The polymorphic forms of *Melittobia chalybii* Ashmead and the determining factors involved in their production (*Biol. Bull.*, **65**, p. 338-354).
- SCHMIEDEKNECHT (O.). — 1909. Hymenoptera, fam. Chalcididæ (in *Genera Insectorum*, dir. P. P. WYTSMAN, fasc. 97).
- SCHWARZ (E. A.). — 1901. A season's experience with Fig Insects in California (*Proc. Ent. Soc. Washington*, **4**, n° 4, p. 502-507).
- SEURAT. — 1899. Contribution à l'étude des Hyménoptères entomophages (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, 8^e sér., **10**, p. 1-159).
- SNODGRASS (R. E.). — 1925. *Anatomy and Physiology of the Honey-Bee*, New York. — 1933. Morphology of the insect abdomen. P. II. The genital ducts and the ovipositor (*Smithsonian Misc. Coll.*, **89**, n° 8, 148 p.). — 1935. *Principles of Insect Morphology*, 667 p., McGraw-Hill Book Company, Inc., New York. — 1941. The male genitalia of Hymenoptera (*Smithsonian Misc. Coll.*, **99**, n° 14, 86 p.).
- SOLMS-LAUBACH (H.). — 1882. Die Herkunft, Domestication und Verbreitung des gewöhnlichen Feigenbaums (*Ficus carica* L.) (*Abhandl. k. Ges. Wissensch. zu Göttingen*, B. **28**, 106 p.). — 1912. *Zeitschr. f. Botanik*, 4 Jahrg, Heft. 5, p. 407-410.
- THOMPSON (W. R.). — 1923. Sur le déterminisme de l'aptérisme chez un Ichneumonide parasite (*Bull. Soc. Ent. de France*, p. 40-42).
- THOMPSON (W. R.) et PARKER (H. L.). — 1927. Études sur la biologie des Insectes parasites : la vie parasitaire et la notion morphologique de l'adaptation (*Ann. Soc. Ent. France*, **96**, p. 113-146).
- TIENSUU (L.). — 1951. On the tarsal chemical sense, and its significance and distribution in the class Insecta (*Trans. IXth. Int. Congr. Ent. Amsterdam*, **1**, p. 253-254).
- TOURNEFORT (P.-J. DE). — 1717. *Relation d'un voyage du Levant fait par ordre du Roi*, **1**, Paris, p. 340.
- TRABUT (L.). — 1901. La caprification en Algérie (*Gouvern. Gén. de l'Algérie, Direct. de l'Agric., Service bot., Bull.*, **32**, p. 115-138). — 1923. Le Figuier (*Bull. Agric. Algérie-Tunisie-Maroc*, **29**, n° 4, p. 49-60). — 1902. L'organe femelle et l'embryogenèse dans le *Ficus hirta* Vahl. (*Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg*, 2^e sér., **3**).
- TRIGGERSON (C. J.). — 1914. A study of *Dryophanta erinacei* (Mayr) and its gall. (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, **7**, p. 1-34).
- TSCHIRCH (A.) et RAVASINI (R.). — 1911. Le type sauvage du Figuier et ses relations avec le Caprifiguier et le Figuier femelle domestique (*C. R. Acad. Sc. Paris*, **152**, n° 13, p. 885-888).
- ULLYETT (G. C.). — 1936. Host selection by *Microplectron fuscipennis* Zett. (Chalcididæ, Hymenoptera) (*Proc. Roy. Soc., London*, sér. B, n° 817, **120**, p. 253-291).
- VALLESE (F.). — 1904. *La Caprificazione in Terra d'Otranto*, Lecce, Tip. Sociale Cooperativa, 69 p.

- VANCE (A. M.) et SMITH (H. D.). — 1933. The larval head of parasitic Hymenoptera and nomenclature of its parts (*Ent. Soc. Amer., Ann.*, **26**, p. 86-94).
- VANDEL (A.). — 1935. Relations entre le sexe des Hyménoptères et la taille de leurs hôtes (*Bull. Soc. Ent. France*, **40**, p. 136-137).
- VARLEY (G. C.) et BUTLER (C. G.). — 1933. The acceleration of development of Insects by parasitism (*Parasitology*, **25**, p. 263-268).
- VERHOEFF (C.). — 1892. Zur Kenntnis des biologischen Verhältnisses zwischen wirt- und parasiten-bienenlarven (*Zool. Anz.*, **15**, p. 41-43).
- VOUKASSOVITCH (P.). — 1927. — La lutte pour la possession de l'hôte chez les larves de Chalcidides (ectoparasites solitaires) (*Bull. Biol. de la France et Belg.*, **61**, p. 315-325).
- WEBER (H.). — 1954. *Grundriss der Insektenkunde*, Dritte, überarbeitete Auflage, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- WERTH (E.). — 1934. Der Generationswechsel der *Blastophaga*, Gallwespe im Zusammenhang mit der Entwicklung der Kultur und Wildfeige (*Ent. Beih. Berl.*, **1**, p. 113-117).
- WESTWOOD (J. O.). — 1882. Descriptions of the Insects infesting the seeds of *Ficus sycomorus* and *carica* (*Trans. Ent. Soc. London*, p. 1 et 47-60). — 1883. On caprification as practised upon the Figs in the South of Europe and the Levant, with descriptions of the Insects employed for that purpose, and observations upon the *Agaon paradoxum* of Dalman (*Trans. Ent. Soc. London*, II, **40**, p. 214-224).
- WHEELER (W. M.). — 1907. The polymorphism of Ants, with an account of some singular abnormalities due to parasitism (*Amer. Mus. Nat. Hist., Bull.*, **23**, p. 1-93).
- WHITING (P. W.). — 1918. Sex determination and biology of a parasitic Wasp, *Habrobracon brevicornis* (*Biol. Bull.*, **34**, p. 250-256). — 1945. The evolution of male haploidy (*Quart. Rev. Biol.*, **20**, p. 231-260).
- WIGGLESWORTH (V. B.). — 1932. On the function of the so-called « rectal glands » of Insects (*Quart. J. Micr. Sc.*, **75**, p. 131-150). — 1945. *Growth and form in Insect. Essays on growth and form presented to d'Arcy Wentworth Thompson*, Oxford, The Clarendon Press. — 1950 a. A new method for injecting the tracheæ and tracheoles of Insects (*Quart. J. Micr. Sc.*, London, **91**, p. 217-224). — 1950 b. *Principles of Insect Physiology*, 4^e édit., Methuen, London.
- WILLIAMS (F. X.). — 1928. Studies in tropical Wasps, their hosts and associates (*Bull. Exper. Station, Hawaiian Sug. Plant. Assoc. Honolulu, Ent. ser., Bull.*, n° 19, p. 9-179).
- WILSON (E. O.). — 1953. Origin and evolution of polymorphism in Ants (*Quart. Rev. Biol.*, Baltimore, **28**, p. 136-156).
- ZANDER (E.). — 1899. Beiträge zur Morphologie des Stachelapparates der Hymenopteren (*Zeitsch. f. wiss. Zoologie*, B. **66**, p. 289-333).
- ZIKAN (J. F.). — 1951. Polymorphismus und Ethologie der sozialen Faltenwespen (Vespidæ Diploptera) (*Acta Zool. lilloana*, Tucuman, **11**, p. 5-51).
- ZULUETA (A. DE). — 1928. Le polymorphisme des mâles chez l'Hyménoptère *Trichogramma evanescens* (*Z. indukt. Abstamm. u. Vererb. Lehre*, suppl. B. **2**, p. 1606-1611).

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

BIOLOGIE DES MYRMÉCOPHILES

Vu et approuvé :

Paris, le 11 Décembre 1957.

Le Doyen de la Faculté des Sciences :

I. PÉRÈS

Vu

et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie

de Paris

Jean SARRAILH

